F. MANGENOT et F. TOUTAIN

Les litières

INTRODUCTION

Dans un écosystème forestier, la chute des feuilles, qu'elles soient caduques ou persistantes, se traduit chaque année, à des périodes définies, par un apport massif de matière organique morte qui s'accumule sur le sol.

Viennent s'y ajouter d'autres composants libérés périodiquement ou non, comme les écailles des bourgeons, les fruits ou les branches mortes.

L'ensemble constitue la litière : c'est une masse de matière organique fraîche ou déjà altérée qui doit nécessairement subir des transformations complexes pour libérer les éléments biogènes nécessaires à la survie des producteurs; d'autre part une fraction de cette matière organique fraîche est incorporée au sol en donnant naissance aux substances humiques responsables de la structure et de la capacité d'échange.

Dans un écosystème en équilibre, la masse totale des apports annuels est compensée par la dégradation d'une masse égale de litière, sinon il y aurait accumulation et séquestration d'éléments, entraînant une diminution progressive de la productivité; ou bien, au contraire, il y aurait épuisement progressif de la matière organique du sol, avec réduction à plus ou moins long terme, de la fertilité du système.

Mais cet équilibre fondamental peut se réaliser de différentes façons : dans certains écosystèmes, les apports sont rapidement transformés, la litière persiste sur le sol quelques semaines ou quelques mois, et les éléments biogènes rapidement recyclés autorisent une productivité élevée. L'exemple le plus frappant est celui de certaines forêts tropicales dont le sol est pour ainsi dire nu, pauvre en réserves, mais où la productivité est très forte. Dans d'autres écosystèmes, la décomposition de la litière fraîche demande plusieurs années et conduit à la formation, dans le sol, d'horizons riches en matière organique stable dans laquelle les éléments biogènes sont provisoirement bloqués. Il en résulte un ralentissement des cycles biogéochimiques et un abaissement de la productivité.

Ces deux cas extrêmes sont évidemment réunis par une suite continue d'intermédiaires. Un problème essentiel en écologie forestière est donc de connaître les lois présidant aux transformations de la litière. On pourra alors envisager des interventions visant à empêcher le ralentissement excessif des cycles biogéochimiques.

Comme la dégradation des litières est l'œuvre des décomposeurs, dire que leur persistance est sous la dépendance de l'activité biologique ne résout aucun

problème. Ce qui importe est de connaître les facteurs commandant l'activité biologique ou, ce qui revient au même, la vitesse de recyclage du C et de l'N, du P, du S, etc. Le problème peut donc être abordé suivant des approches microbiologiques et physico-chimiques : les résultats des unes et des autres permettent peu à peu de progresser, mais un travail immense reste encore à accomplir.

L'aliment primaire des décomposeurs étant la litière, on peut penser a priori que la composition de celle-ci est un facteur essentiel de l'activité biologique. Mais cette dernière est également sous la dépendance du régime des précipitations et des températures, du pédoclimat, qui en est l'expression modifiée par la texture, la structure du sol, la profondeur de la nappe.

Il faudrait encore penser à l'équilibre ionique du sol, à la teneur en matière organique, etc. Même si la litière repose sur le sol, celui-ci agit sur les transformations de celle-là, non seulement par suite d'éventuelles remontées, mais plus encore peut-être par son aptitude à héberger des animaux tels les lombrics qui exercent directement une influence capitale sur le devenir de la litière.

L'objectif de ce premier chapitre est de résumer nos connaissances sur la qualité et la quantité des litières, de décrire les principaux cycles biogéochimiques dans lesquels elles sont impliquées et enfin d'essayer de comprendre les principaux mécanismes de leur décomposition.

I. LES RETOMBEES DE LITIERES

En dehors des apports racinaires des végétaux forestiers, l'essentiel de la matière organique qui arrive au sol sous forêt provient des parties aériennes des arbres, des arbustes et de la strate herbacée. Ces apports sont de deux types : les pluviolessivats qui correspondent à des apports de matières solubles ou de résidus variés de très petite taille (nettoyage de la phyllosphère par les eaux de pluie) et les apports de feuilles et de débris qui tombent sur le sol.

L'apport des litières racinaires ne sera pas étudié ici. Signalons seulement que cet apport est constitué de tissus morts de nature assez voisine des autres tissus végétaux, mais aussi de produits excrétés par les racines vivantes au niveau de la rhizosphère (polysaccharides en particulier, dont l'importance sur l'activité de la microflore et la structuration des sols est grande).

Quant aux apports des litières aériennes, ils ont une importance fondamentale à la fois à cause de la quantité globale de produits qu'ils représentent, mais aussi à cause des modifications souvent brutales qu'ils apportent aux conditions pédoclimatiques des humus eux-mêmes. Ainsi, dans une forêt feuillue (hêtraie des Ardennes ou des Vosges par exemple) de climat tempéré, la production foliaire est d'environ 3 t de feuilles vertes par ha, ce qui correspond, d'après Duvigneaud (1974) à 30 ou 40.10^6 feuilles en moyenne, soit à 5 à 6 ha de surface foliaire, et à la constitution en automne (et en quelques jours) d'une nouvelle strate épaisse de 5 à 6 feuilles. Cette litière fraîche va être en partie minéralisée, avec dégagement de CO_2, en partie solubilisée et intégrée au sol à divers niveaux, ou bien va persister sous forme de résidus insolubles (parois) et être incorporée au sol par la pédofaune.

A. LES RETOMBEES SOUS FORME DE PLUVIOLESSIVATS

L'eau de pluie qui tombe sur les feuilles se charge de matière organique et d'éléments minéraux. Les produits excrétés par les feuilles sont en effet entraînés par les eaux de pluie, ainsi qu'une part importante de la microflore phyllosphérique (bactéries, levures, champignons filamenteux) (Diem, 1973) et des poussières atmosphériques collées sur les feuilles. Tukey (1966) et Franke (1967) ont étudié le mécanisme de ces phénomènes d'excrétion cuticulaire qui dépendent de l'âge des feuilles, des espèces végétales et même des variétés, mais il n'y a que peu d'études sur l'aspect qualitatif et quantitatif des retombées de matière organique des pluviolessivats. Carlisle *et al.* (1966 b) ont obtenu, au mois d'août, 86 kg/ha de matière organique dans les pluviolessivats sous couvert de *Quercus petraea,* et 350 kg pour l'ensemble de l'année dont une bonne part (90 kg) constituée de *glucides* (glucose, fructose et oligosides). Bruckert *et al.* (1971) ont mis en évidence la présence d'un certain nombre d'acides aliphatiques et d'acides phénols libres dans les pluviolessivats de *Fagus sylvatica* et de *Pinus sylvestris,* et de nombreux composés polymérisés d'encombrement moléculaire pouvant aller jusqu'à 8 000 dont l'hydrolyse libère des acides phénols et des acides aminés. Cette matière organique a un potentiel redox bas (Toutain, 1974).

Les retombées d'azote sous forme de pluviolessivats sont importantes et mieux connues (tout au moins en ce qui concerne les apports d'azote minéral). Pour prendre un exemple, sous futaie de Hêtre, elle se situent (Grunert, 1964; Lemée, 1974; Mayer et Ulrich, 1974) entre 10 et 20 kg/ha/an, dont la moitié environ se trouve sous forme de $N\text{-}NO_3$ et $N\text{-}NH_4$. Villecourt et Roose (1978) ont mesuré, sous savane de Côte d'Ivoire, des apports de N total de 20 à 30 kg/ha/an dont 70 % d'azote organique.

Quant aux cations entraînés par le pluviolessivage des feuilles, leur apport peut être important et même égal ou supérieur à celui des retombées de litières : c'est le cas du potassium (tableau I).

TABLEAU I

Apport au sol de cations par pluviolessivage en kg/ha/an dans divers milieux forestiers

Type de végétation forestière		K	Ca	Mg
Picea abies	(Nihlgard, 1972)	25	14	5,2
	(Denayer De Smet *et al.*, 1977)	22	27	8
Fagus sylvatica	(Nihlgard, 1970)	11	6,5	2,5
	(Lemée, 1974)	2,4	9	3,0
	(Denayer de Smet *et al.*, 1977)	15	33	3
Quercus petraea	(Carlisle *et al.*, 1966b)	25	10	4,7
Quercus ilex	(Rapp, 1969)	29	20	3,5
Forêt tropicale Ghana	(Nye, 1961)	220	30	20

Les eaux de pluviolessivage des feuilles apportent donc au sol une quantité de matière organique non négligeable, très réactionnelle et énergétique (nombreux glucides) et une masse importante d'éléments minéraux.

B. LES RETOMBEES DE FEUILLES ET DE DEBRIS VEGETAUX EN FORET

La partie supérieure des humus forestiers est constituée de feuilles encore reconnaissables, d'écailles de bourgeons, de fleurs, de fruits, de brindilles et de branches. L'importance et la qualité de ces produits résiduels varient d'une station à l'autre, comme le montrent de nombreuses mesures faites dans le monde entier, en fonction des conditions climatiques, du type de végétation ainsi que des traitements auxquels sont soumises les forêts.

Les quantités de litière qui retombent dans les forêts du monde entier ont été étudiées par Bray et Gorham (1964) qui ont rassemblé la totalité des données existant sur ce sujet. La plupart des chiffres cités dans ce paragraphe sont empruntés à cette étude. Rappelons tout d'abord que les retombées de feuilles et de débris végétaux sont liées à l'activité photosynthétique de la plante, et donc à l'énergie solaire et à l'ensemble des conditions climatiques qui règnent dans la station.

1. Influence des conditions climatiques

Les moyennes des chiffres cités par Bray et Gorham s'établissent à l'échelle du globe, pour les quatre grandes zones climatiques de végétation forestière comme l'indique le tableau II.

TABLEAU II

Retombées annuelles de litières dans les différentes zones forestières mondiales (en t/ha de poids sec à 70°C)(d'après Bray et Gorham, 1964)

	Moyenne annuelle retombées (t/ha)	Nombre de stations étudiées
Forêts alpines et arctiques	1,0	6
Forêts de climat tempéré frais	3,2	163
Forêts de climat tempéré chaud	5,0	39
Forêts équatoriales	10,7	18

Ces chiffres permettent d'établir qu'il existe une distribution approximativement linéaire entre la production totale des litières et la latitude (fig. 1), mais il est évident que, pour une latitude donnée, toute variation d'altitude ou d'exposition peut amener des variations significatives dans les retombées (Ebermayer, 1876).

2. Influence des conditions édaphiques

Ehwald (1957) a rassemblé un certain nombre de données indiquant que pour un même type de végétation, la masse globale des retombées dépend de la classe de fertilité du sol. Plus le sol est riche, plus les retombées sont impor-

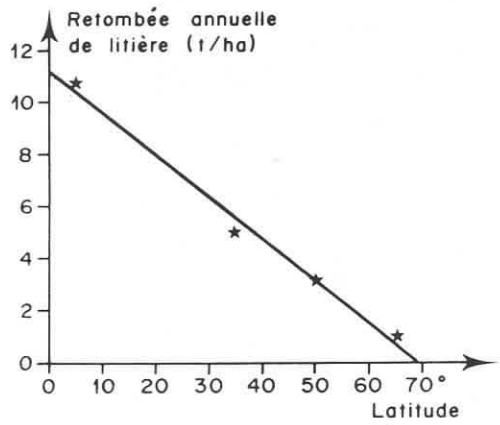


Fig. 1 — Distribution des retombées annuelles de litière avec la latitude (d'après Bray et Gorham, 1964).

tantes. Bonnevie-Svendsen et Gjem (1957) ont mesuré, en Norvège, sous *Larix* et sous *Picea abies,* des retombées annuelles respectives de 1,6 t et 2,0 t/ha sur podzol ferrugineux et 2,8 et 3,2 t/ha sur sol brun.

L'humidité du sol joue aussi un rôle important dans la production végétale de la station et donc dans les retombées de litière. Ebermayer (1876) a mesuré, sous *Picea abies,* des retombées de 3,8 t/ha en station humide et de 2 t sur station sèche.

3. Influence du type de végétation

A l'intérieur d'une même zone climatique, la masse globale des retombées varie avec le type de forêt. A titre indicatif, sont données, dans le tableau III, quelques valeurs moyennes relevées dans différentes formations forestières.

TABLEAU III

Retombées annuelles de litière dans différentes formations forestières de climat tempéré frais (en t/ha de poids sec à 70°C) (d'après Bray et Gorham, 1964)*

	Moyenne	Valeurs extrêmes	Nombre de stations
Feuillus			
Quercus robur *	3,8	3,1 - 4,3	7
Fagus sylvatica *	3,5	1,7 - 4,5	30
Fagus sylvatica (Manil *et al.*, 1963)	4,3	3,3 - 6,3	15
Betula pubescens *	2,2	1,5 - 3,7	7
Populus tremula *	4,3	3,3 - 5,4	11
Robinia pseudoacacia *	2,5	2,3 - 2,6	4
Résineux			
Picea abies *	3,2	1,4 - 6,3	28
Pinus sylvestris *	2,9	1,0 - 6,0	34

Mais à l'intérieur d'une même formation forestière, les retombées varient avec l'âge des arbres et avec le mode de traitement. L'influence de l'âge des arbres a été étudiée par Ebermayer (1876) qui, sous *Pinus sylvestris,* a mesuré des retombées de 2,9 t/ha pour des arbres de la classe d'âge 25-30 ans, 3,0 t pour des arbres de 50-75 ans et 3,6 t pour des arbres de 75-100 ans. Möller (1945), par contre, n'a trouvé, sous *Fagus sylvatica,* que de très faibles différences : 2,8, 2,5 et 2,7 t/ha pour des classes d'âge respectives de 30-60 ans, 60-120 ans et 120-200 ans. L'interprétation de tous ces chiffres est délicate du fait que ces mesures ne sont pas faites exactement dans les mêmes stations. Il en est de même de l'influence des traitements forestiers, et en particulier du nombre d'arbres et de la surface terrière à l'hectare. Pour Möller (1945), il n'y a pas de corrélation significative entre le poids des retombées de litière obtenues dans 11 hêtraies étudiées et la densité des arbres à l'hectare qui variait de 4 180 à 6 700.

Bonnevie-Svendsen et Gjem (1957) ont par contre mis en évidence l'existence d'une corrélation significative entre les retombées de litière de feuillus et de résineux et la surface terrière de ces stations.

4. Répartition saisonnière des retombées de litière

Cette répartition est de deux types :

— les litières peuvent tomber à un rythme assez régulier toute l'année : c'est le cas des retombées des forêts équatoriales qui ne présentent que de faibles pics saisonniers correspondant à de courtes saisons sèches (étude de Nye, 1961, au Ghana par exemple) ou dans les forêts de climat tempéré frais, celui de certaines essences résineuses comme *Picea abies* (étude de Bornebusch, 1937 au Danemark, ou d'Aussenac, 1969 en France).

— les retombées peuvent par contre se répartir seulement sur quelques semaines, par exemple avant la saison froide : c'est le cas en climat tempéré frais des retombées des feuillus (étude de Witkamp et Van Der Drift, 1961, sur les retombées de *Quercus petraea* en Hollande) ou de quelques résineux (non seulement *Larix* qui perd en automne toutes ses aiguilles, mais aussi *Pinus sylvestris* qui, bien que restant toujours vert, voit l'essentiel de ses retombées se faire à la fin de l'été : Kendrick, 1959; Aussenac, 1969).

5. Répartition des diverses fractions des retombées de litière

Les feuilles représentent la plus grande partie des retombées de litière (70 % en moyenne pour l'ensemble de toutes les valeurs citées par Bray et Gorham, 1964), le reste étant constitué d'écailles de bourgeons, de fleurs, de porte-fruits, de fruits, de branches, brindilles, morceaux d'écorce et débris divers qui créent dans les litières une hétérogénéité dont les conséquences ne sont pas négligeables (les brindilles et les cupules de *Fagus sylvatica* constituent par exemple des micro-sites dans lesquels se développent souvent des pourritures blanches; autre exemple intéressant, la présence des écailles de bourgeons de beaucoup de feuillus, matériel difficile à biodégrader, dans les couches de litière permet de séparer les strates par année successive). Les chiffres portés dans le tableau IV donnent une idée de la répartition de ces différents composants dans divers milieux forestiers.

TABLEAU IV

Répartition (en % du poids total) des divers constituants des retombées dans divers peuplements

Type de végétation	Feuilles	Ecailles + fleurs + graines + porte-gr.	Ecorces + brindilles	Divers
Fagus sylvatica (Duvigneaud *et al.*, 1977 Belgique)	78	20	2	–
Quercus petraea (Carlisle *et al.*, 1966a Angleterre)	55	10	30	5
Quercus robur (Andersson, 1970 Suède)	58	8	24	10
Quercus ilex (Rapp, 1969 France)	48	31	21	–
Pinus sylvestris (Aussenac, 1969 France)	74	3	17	6
Picea abies (Aussenac, 1969 France)	85	1	3	11
Acacia alba (Jung, 1969 Sénégal)	22	62	16	–

6. Apport au sol d'éléments minéraux par les retombées de litière

Le taux de cendres de l'ensemble des feuilles et débris qui tombent sur le sol est de quelques pour cent. Les chiffres réunis par Bray et Gorham (1964) sont, pour les études faites en Europe et en Amérique du Nord, presque tous inférieurs à 10 %, bien que ces auteurs citent quelques chiffres allant jusqu'à 17 %. Les retombées de litière sont donc constituées de 85 à 90 % de matière organique (soit de l'ordre de 45 % de carbone). Quant aux éléments nutritifs principaux (N, P, K, Ca, Mg) qui retombent chaque année sur le sol sous forme de litière, de nombreux auteurs ont mesuré leur quantité à l'hectare. Dans le tableau V ont été rassemblées quelques-unes de ces données; elles sont indiquées à titre d'exemple pour les formations forestières de climat tempéré et de climat tropical humide.

Azote et calcium apparaissent donc, après le carbone, comme les deux éléments les plus importants dans les retombées de litière; rappelons que ces apports non négligeables d'azote et de calcium peuvent jouer un rôle dans le mode d'humification des litières elles-mêmes. Il est d'autre part remarquable de constater la grande variabilité de ces apports d'une année sur l'autre, comme l'ont indiqué Rapp (1969), Aussenac *et al.* (1972), Gloaguen et Touffet (1976), (les retombées pour un même élément pouvant varier de 1 à 2 et même de 1 à 3 suivant les années).

TABLEAU V

Apports annuels d'éléments nutritifs (N, P, K, Ca, Mg) dans quelques forêts types de divers climats (en kg/ha)

Espèce dominante ou type de forêt	N	P	K	Ca	Mg
Fagus sylvatica (Nihlgard, 1972)	69	5,0	14,4	31,7	4,3
Quercus petraea (Carlisle *et al.*, 1966a)	41	2,2	10,5	23,8	3,9
Chênaie mélangée (Duvigneaud *et al.*, 1969)	6,3	4,5	26,5	91,4	8,1
Quercus ilex	32,8	2,8	16,2	63,9	4,6
(Rapp, 1969)	87,5	9,6	38,5	122,8	10,3
Pinus sylvestris	50,3	4,5	12,1	40,4	0,4
(Aussenac *et al.*, 1972)	50,8	4,5	13,1	42,5	0,7
Pinus sylvestris (Gloaguen et Touffet, 1976 - 4 ans)	83,1	6,4	21,3	38,1	7,4
Picea abies	19,3	1,4	4,8	21,7	1,1
(Aussenac *et al.*, 1972)	30,8	2,3	9,2	42,6	3,0
Picea abies (Gloaguen et Touffet, 1976 - 4 ans)	68,5	6,0	14,2	25,0	11,3
Pinus halepensis (Rapp, 1967)	28,0	4,2	5,7	39,5	4,7
Forêt tropicale humide (Nye, 1961)	178	6,5	61	184	40
Acacia alba (Jung, 1969)	187	3,9	76	222	38

II. COMPOSITION CHIMIQUE DES LITIERES

Elle est imparfaitement connue pour diverses raisons. En premier lieu, parce qu'elle varie dans le temps. La composition des feuilles vivantes se modifie constamment avec l'âge de celles-ci et, un peu avant la sénescence, des phénomènes de transfert interviennent au cours desquels divers constituants foliaires migrent en direction des organes perennants (cf. par exemple, Le Tacon et Toutain, 1973). Certaines substances présentes dans la feuille vivante en sont même complètement éliminées et ne se retrouvent pas dans la feuille morte. En plus des transferts indiqués ci-dessus, la mort des tissus s'exprime par une destruction des barrières de perméabilité à l'échelon cellulaire et, en conséquence, par des phénomènes de lessivage et des processus d'hydrolyse et d'oxydation qui assurent une modification profonde du matériel végétal.

A cela s'ajoute que la feuille est rapidement colonisée en surface (phylloplan) par des microorganismes qui demeurent externes s'ils sont saprophytes, ou qui envahissent les tissus dans le cas des parasites. Sous leur action, des modifications interviennent qui peuvent influer sur le devenir de la feuille morte lorsqu'elle s'ajoute à la litière. Par exemple, il existe des levures du phylloplan qui dégradent la cuticule (Ruinen, 1963; Heinen et De Vries, 1966). Enfin, à la sénescence, les saprophytes envahissent rapidement les tissus moribonds.

Selon Bocock *et al.* (1960), Melin et Viro ont été les premiers, dès 1930, à exprimer l'idée que la dégradation des litières commençait à la sénescence de la feuille et Jensen (1974) la fait même remonter à l'éclosion du bourgeon.

Il en résulte que les analyses foliaires ne renseignent pas sur la composition de la litière et que celle-ci présente des différences importantes suivant l'instant où elle est prélevée. Au moment où la feuille caduque tombe, elle est soumise à un lessivage intense et sa composition varie très rapidement. La plupart des auteurs ont analysé des litières « fraîchement tombées », mais sans donner d'autres précisions. Jung (1968) récolte au contraire les feuilles juste avant leur chute. Il y a là une première cause de variabilité.

En ce qui concerne les branches et rameaux, ils atteignent le sol lorsqu'ils se brisent, c'est-à-dire quand leur résistance mécanique est diminuée; ce sont donc des matérieux très transformés et transformés de façon très variable. Une deuxième difficulté est donc l'extraordinaire diversité et complexité de la litière, même si l'on ne considère que les feuilles mortes.

Waksman et Tenney (1928) ont proposé une méthode dite d'analyse approchée (= proximate analysis) grâce à laquelle sont évaluées les sept fractions suivantes :

1. Substances solubles dans l'eau froide, puis chaude, comprenant les sucres, l'amidon, les acides organiques, les acides aminés, certaines protéines.
2. Hemicelluloses facilement hydrolysables par les bases ou les acides dilués.
3. Celluloses : solubles dans les solutions cupro-ammoniacales et hydrolysables seulement par les acides concentrés.
4. Lignines non hydrolysables, mais solubles en partie dans les lessives alcalines.
5. Protéines calculées par différence entre l'azote total et l'azote hydrosoluble.
6. Substances solubles dans le dioxyde d'éthyle et constituées par les graisses, les cires, les résines, les essences.
7. Cendres.

La méthode Waksman plus ou moins modifiée, resta la méthode de référence pendant une trentaine d'années, puis elle fut de plus en plus critiquée. Valable peut-être pour la litière fraîche, elle devient de plus en plus inadaptée aux produits altérés. Ce que l'on appelle hydrosoluble dans des litières âgées n'a probablement plus rien à voir avec l'hydrosoluble initial. D'ailleurs, sous ce qualificatif, sont regroupées des substances dont les significations biologiques sont très différentes, par exemple des sucres facilement métabolisés et des composés aromatiques plus ou moins toxiques. Nous verrons plus loin que la fraction lignine comprend en fait bien autre chose que la lignine au sens strict. Dans la litière, existent des polymères variés comprenant une suite quasi continue de molécules inégalement condensées, depuis de petits produits hydrosolubles, comme nous en avons rencontré dans les pluviolessivats, jusqu'à de grosses molécules.

De plus, au cours de la décomposition de la litière, la matière première végétale est progressivement remplacée par des produits de néosynthèse, par exemple des mycéliums ou des corps bactériens, qui se retrouvent dans les fractions « hydrosoluble », « hemicellulose », « cellulose » et même « lignine » définies par Waksman, alors qu'ils ne contiennent probablement ni cellulose ni lignine, mais des polymères originaux tels que la laminarine et surtout des polysaccharides aminés (chitine).

Selon les estimations de Proth (1978), la litière âgée serait constituée à 80 % environ par des microorganismes: Min Sreng (1977), considérant des strates moins altérées sans doute, concluait qu'elle était représentée pour 1/5 de son poids par des champignons filamenteux.

La méthode de Waksman est donc tombée peu à peu en désuétude et les travaux récents sont plutôt consacrés à l'analyse détaillée de certaines catégories de produits bien définis, surtout hydrosolubles, en raison du rôle des extraits de litière dans la mobilisation des cations du sol, et donc dans les phénomènes de lessivage.

D'autres recherches ont porté sur l'évolution qualitative et quantitative des formes d'N. D'une part l'enrichissement en sucres aminés est un indice de l'accumulation de matériel d'origine animale ou microbienne; d'autre part le problème de la nitrification en milieu forestier est à la fois d'une grande importance et bien obscur encore.

Dans les pages qui suivent, nous résumerons nos connaissances concernant la composition chimique des litières fraîches en sels minéraux, en N, en substances hydrosolubles et en matériel organique insoluble.

A. LES CONSTITUANTS INORGANIQUES

La masse des retombées d'éléments minéraux sera discutée plus loin. Elle est fonction de la quantité des pluviolessivats, des poids de litière et de la teneur de celle-ci en cations et anions inorganiques. C'est de ce dernier point que nous discuterons, dans la mesure où il peut influer sur la vitesse de décomposition du matériel végétal.

Plutôt que d'indiquer un ordre de grandeur masquant la diversité des litières suivant l'espèce, l'âge et la station, nous réunissons dans le tableau VI les évaluations de divers auteurs. On voit que de l'un à l'autre, les chiffres varient du simple au double, si ce n'est de 1 à 4 pour une même espèce.

C'est que la composition de la litière, comme celle des feuilles vivantes, reflète, dans une certaine mesure, la nutrition minérale de l'arbre. Rühl (1957) a étudié sur un grand nombre de stations et pendant plusieurs années, les teneurs en Ca de la litière de Hêtre. Sur les sols bruns podzolisés, ou au moins pauvres en bases, le taux de Ca varie de 1,32 à 1,41, alors que sur les sols bruns calcaires et les rendzines, il atteint en moyenne 2,8. De même, les données de Toutain et Duchaufour (1970) concernant des litières en place depuis quelques semaines permettent de calculer des taux de Ca de 0,7 à 0,9 sur sols acides et 1,4 sur mull calcique.

Ces variations sont du même ordre que les différences observées entre espè-

TABLEAU VI

Teneurs en phosphore et en cations des litières (en % du poids sec)

	P	K	Ca	Mg
Peuplier (c)	0,15	0,60	2,35	–
Bouleau (c-g)	0,32 - 0,08	0,78 - 0,34	1,71 - 0,50	0,08
Hêtre (i-g)	0,31 - 0,11	0,77 - 1,25	0,60 - 0,49	0,18
Frêne (g-m)	0,09	1,04	0,99 - 4,06	0,22
Erable (i-g)	(0,09 à 0,21) -0,06	(0,75 à 0,98) -0,67	(0,95 à 1,63) -1,04	0,14
Chêne (i-g)	0,18 - 0,06	0,61 - 0,25	1,52 - 0,48	0,10
Charme (g)	0,12	0,67	0,62	0,13
Noisetier (g)	0,21	1,01	0,86	0,13
Pseudotsuga (c)	0,13	0,38	1,65	–
Abies spp (c)	0,09	0,32	1,92	–
Pinus spp (c)	0,07	0,25	0,49	–
Picea spp (c-g-k)	0,08 - 0,22 - 0,24	0,25 - 0,76	0,89 - 0,17	–
Thuya (c)	0,05	0,20	2,21	–
Tsuga (c)	0,17	0,35	0,60	–

Les lettres entre parenthèses renvoient aux publications originales :

a = Black *et al.*, 1955
b = Coldwell et de Long, 1950
c = Daubenmire et Prusso, 1963
d = Fenton, 1958
e = Frankland, 1966
f = Jung, 1968
g = Livens et Vanstallen, 1957
h = Lossaint, 1959
i = Lunt, 1935
j = Mikola, 1955
k = Owen, 1954
l = Puri, 1950
m = Rühl, 1957
n = Saito, 1957
o = Tamm, 1953
p = Wittich, 1939

Ces références concernent les tableaux VI, VIII, IX et XV.
Les chiffres réunis à l'intérieur des parenthèses sont fournis par le même auteur.

ces. Sur un même sol, deux essences distinctes pourront bien sûr avoir des compositions différentes, mais présenter aussi des compositions semblables sur des sols différents. Ainsi, Lossaint (1959) n'observait pas de différences dans les taux de cendres entre Angiospermes et Conifères, et attribuait ce résultat inattendu au fait que toutes les mesures avaient été faites sur des sols très acides. Il nous paraît donc préférable de nous abstenir de généralisations prématurées concernant les teneurs en éléments minéraux des litières de Conifères et d'Angiospermes.

Les données concernant les fractions autres que les feuilles sont plus rares. On peut calculer, à partir des chiffres de Duvigneaud *et al.* (1969) et de Carlisle *et al.* (1966a) que les bractées et les fleurs sont plutôt plus riches et les rameaux plus pauvres. Kucera (1959) a même dosé séparément les cendres des pétioles et des limbes d'Erable à sucre et de *Carya*. Elles sont deux fois moins abondantes en pourcent dans les pétioles et les rachis. Mais les matériels lignifiés de la litière

(branches, rameaux, cupules, fruits secs) sont plus riches que le bois sur pied dont le taux de cendres est en général de 0,2 à 0,6 %. Ce peut être dû à une différence d'âge, les petits rameaux contenant proportionnellement plus de tissus actifs, ou bien au fait qu'ils atteignent le sol après de profondes transformations.

On a accordé une très grande attention au Ca et on en a conclu que les litières les plus riches en cet élément étaient aussi les plus rapidement décomposées.

D'autre part, on a souvent constaté un enrichissement en Ca au moment de la sénescence (cf. par exemple Frankland, 1969; Le Tacon et Toutain, 1973). Attiwill (1968) suggère même que le Ca pourrait former des complexes avec la lignine; en fait, s'il y a complexation du Ca, elle serait aussi le fait des polymères bruns dont nous parlerons plus loin.

Au cours de sa décomposition, la teneur de la litière en cendres diminue rapidement au début, puis plus lentement, pour s'élever ensuite. Ceci reflète deux phénomènes inverses : d'une part la mobilisation des éléments de la litière fraîche, d'autre part les apports par les pluviolessivats ou par les remontées du sol, surtout sensibles quand la litière avance en âge. Kucera (1959) notait que le taux de cendres triplait en moyenne en 18 mois. Janel (1978) observe des teneurs atteignant 43 % de la matière sèche dans la L_3 : (couche âgée en voie d'incorporation à l'horizon A_0).

Le tableau VII, calculé d'après les données de Toutain et Duchaufour (1970), illustre bien l'évolution des éléments inorganiques au cours du temps. La teneur en K diminue toujours de façon importante alors que les autres éléments

TABLEAU VII

Taux de cendres estimé dans les litières de différentes hêtraies (en % de la litière sèche) (d'après Toutain *et* Duchaufour, *1970)*

		N	P	K	Ca	Mg	Fe	Al	Si	Na
Stations à mor										
(moyenne de	L_1	1	0,2	0,6	0,7	0,06	0,03	0,02	0,9	
5 stations)	L_2	1,4	0,3	0,2	0,9	0,04	0,03	0,03	1,1	
Stations à moder										
(moyenne de	L_1	1	0,2	0,5	0,9	0,05	0,03	0,02	1,1	
5 stations)	L_2	1,3	0,3	0,2	1,3	0,04	0,04	0,03	1,4	
Stations à mull acide										
(moyenne de	L_1	1	0,2	0,5	0,9	0,06	0,04	0,03	1,3	
4 stations)	L_2	1,2	0,3	0,2	1,3	0,06	0,05	0,05	1,9	
Stations à mull calcique										
(moyenne de	L_1	0,8	0,2	0,5	1,4	0,08	0,05	0,02	1	
2 stations)	L_2	1,2	0,25	0,2	1,8	0,07	0,06	0,04	1,3	
Attiwill (1968)	t_0		0,07	0,35	0,41	0,27				0,33
(Eucalyptus)	1 an		0,05	0,08	0,66	0,30				0,33

tendent à s'accumuler, surtout Ca, Fe et Al. En réalité, si on tient compte de la perte de poids des feuilles, ces variations se traduisent bien par des pertes dans le cas du K, mais correspondent pour les autres éléments, soit à des pertes dans les stations à mull où la litière se décompose rapidement, soit à une véritable accumulation dans les stations à humus brut où la litière persiste plus longtemps.

Quant au P, suivant les auteurs, il tendrait à s'accumuler ou au contraire serait aussi rapidement éliminé que le K.

Un autre aspect invoqué pour expliquer la biodégradabilité des litières est la vitesse à laquelle les éléments inorganiques sont lessivés. Kucera (1959) classe les litières en deux groupes, celle de Chêne, pauvres en cendres, et celles d'Orme, d'Erable et de *Carya* (hickory) riches en cendres. C'est chez l'Orme que le lessivage est le plus rapide, et chez le Chêne qu'il est le plus lent : la première litière est la plus fragile, la seconde la plus résistante.

Enfin, comme on le verra plus loin en parlant des fractions hydrosolubles, les aiguilles de Conifères intactes sont très résistantes au lessivage (Nykvist, 1963). Les pertes de composants inorganiques par lessivage de 24 h à 25°C atteignent 50 % pour le Frêne, 15 et 17 % chez le Chêne et le Hêtre, et s'abaissent à 3 et 5 % chez l'Epicéa et le Pin.

La teneur en bases des feuilles contribue aussi à déterminer le pH de la litière et celui-ci influe à son tour sur celui du sol. Les notions de litières acidifiantes et de litières améliorantes seront développées dans le dernier chapitre. Cependant, le pH de la litière évolue au cours du temps et dans des sens variables. Puri (1950) mettait en incubation dans différents sols, des feuilles mortes de 10 espèces d'Angiospermes et de Pin sylvestre. Le pH évoluait lentement au début, puis s'élevait dans tous les cas jusqu'à dépasser 7,0 sauf avec le Chêne, le Charme, le Châtaignier et le Pin. Au contraire, en conditions anaérobies, le pH s'abaisse.

Ces modifications n'ont plus qu'une relation lointaine avec la teneur en bases : elles résultent probablement en partie de l'ammonification en aérobiose, de la fermentation productrice d'acides organiques en anaérobiose.

De plus, les acides organiques de la feuille sont rapidement décomposés, comme on le verra plus loin, et les bases présentes provoquent une élévation du pH. Puis elles sont à leur tour lessivées et le pH s'abaisse. Des fluctuations analoques sont décrites par Lutwick *et al.* (1952).

B. L'AZOTE

Le tableau VIII montre quelques exemples de teneurs en azote total mesurées sur différentes litières.

Des divergences apparaissent, dans l'ensemble, entre Conifères et Angiospermes, mais elles ne sont pas constantes (Lossaint, 1959); il y a des Angiospermes moins riches que certains Conifères et les données sont très variables suivant les auteurs pour une même espèce. Pourtant, il ne semble pas exister de différences importantes suivant les stations (Le Tacon et Toutain, 1973 – cf. Tableau VII). Rühl (1957) trouve pour la litière de Hêtre, des C/N variant de 44 à 54 avec un maximum sur les sols légers et pauvres et un minimum sur colluvium hébergeant une végétation nitrophile. Il existe une certaine tendance à une baisse du

TABLEAU VIII

Teneur en azote total des litières (en % du poids sec)

Peuplier (c - b - j)	0,56 - 0,84 - 0,76
Bouleau (l - c - h - b - p - j - g)	1,67 - 0,58 - 1,3 - 1,12 - (0,87 - 0,93) - 1,17 - 1,72
Hêtre (l - b - h - p) (m - g - i - n - f)	1,68 - 0,81 - 1,2 - (0,83 - 0,77 - 1,42) 0,99 - 0,84 - 0,66 - 0,62 - 1,90
Frêne (l - m - g - p)	1,67 - 1,39 - 1,55 - 1,55
Erable (l - b - h - i - m) (j - g)	2,28 - 0,83 - 1,3 - 0,74 - 1,02 0,67 - 0,80
Chêne (l - h)	2,35 - 1,14
Charme (l - h - g)	1,13 - 1,53 - 1,18
Noisetier (j - g - l)	1,30 - 1,72 - 2,38
Aulne (m - j - h)	2,66 - (2,78 - 2,40) - 2,64
Robinier (p)	3,04
Pseudotsuga (c - p)	0,65 - 0,69
Abies spp. (c - h - f)	(0,69 - 0,59) - 1,39 - 1,10
Pinus spp. (l - c) (p - h - j - d)	1,24 - (0,65 - 0,51 - 0,44 - 0,45) (0,89 - 0,75) - 1,16 - (0,41 - 0,42) - 0,62
Picea spp. (c - p - j - g) (h - k - f)	0,59 - 1,09 - 0,67 - 1,34 1,24 - 1,08 - 1,75
Thuya (c)	0,33
Tsuga (c)	0,45
Larix (c - p - j - h)	0,37 - 0,50 - 0,59 - 1,43
Vaccinium (j)	1,24
Calluna (a - f)	0,85 - 0,80
Deschampsia (j)	0,33
Festuca (f)	1,50
Pteridium (j - e)	0,75 - 0,36
Bryophytes (j - o - a)	1,19 - 0,78 - 0,95

Legende (a) ... (p) : voir tableau VI page III.

taux d'N dans les litières très riches en Ca, mais le C/N atteint 68 dans une des stations à mor de Toutain et Duchaufour (1970). On voit qu'il est bien difficile de dégager des lois générales.

Dans l'ensemble, le C/N des litières varie de 31 à 112; il peut atteindre 500 pour le bois adulte, mais il s'abaisse à 5,5-16 chez *Aspergillus* et à 6-7 pour les bactéries.

On verra plus loin que, au cours de la dégradation des litières, le C/N s'abaisse progressivement : la biosynthèse des cellules microbiennes riches en N à partir d'une matière végétale pauvre en N, comporte une minéralisation progressive de CO_2 libératrice d'énergie et un recyclage de l'N qui s'engage dans les protoplastes et les parois des corps microbiens. A un moment donné, l'épuisement progressif des sources de C fait que ces dernières deviennent les facteurs limitants et l'N est minéralisé (minéralisation nette) en même temps que le C. Ceci devrait intervenir pour une valeur du C/N égale à 10 environ. Mais les sources de C ne sont pas également disponibles et la litière âgée s'enrichit en substances lentement biodégradables, tandis que l'N s'engage dans des complexes de plus en plus stables. Le rapport C/N s'établit ainsi à des valeurs variables suivant les stations, par exemple 25-30 au plus. C'est l'expression d'une certaine inertie de la matière organique résiduelle ou, ce qui revient au même, d'une déficience de la microflore, incapable de synthétiser à vitesse suffisante les systèmes enzymatiques nécessaires.

Une autre manifestation de cette même loi est l'enrichissement progressif des litières en N (cf. tableau VII). Mais si l'on calcule la masse d'N dans la litière âgée en fonction de la masse d'N dans la litière fraîche, il arrive que l'on trouve plus de 100 % : le système a reçu de l'extérieur une quantité d'N non négligeable : 60 % dans une chênaie sur moder, alors qu'il n'y a aucun gain sur mull (Gilbert et Bocock, 1960), 57 % dans les feuilles de Hêtre décolorées par des Basidiomycètes étudiées par Saito (1957). On ne peut pas exclure une activité fixatrice d'N, (Remacle, 1977), même si les milieux acides et relativement aérés où les observations ont été faites lui sont plutôt défavorables. Bocock (1963) estimait que l'excédent d'N pouvait avoir d'autres origines : précipitations, retombées à partir du feuillage, déjections d'insectes. La microflore et la faune du sol n'interviendraient pas, mais selon Janel (1978), l'azote pourrait être transféré d'une couche à l'autre par les mycélium des Basidiomycètes. De plus, l'hypothèse d'une fixation d'azote au niveau des litières repose sur des bilans beaucoup plus que sur des études précises d'activité nitrogénasique.

La teneur en N est apparemment un facteur attractif vis-à-vis de la faune qui recherche les litières riches et néglige les plus pauvres. Ceci peut influer largement sur la vitesse de disparition des litières comme on le verra plus loin. Mais la qualité des formes d'N est probablement au moins aussi importante que la quantité d'N total.

C. LES FRACTIONS HYDROSOLUBLES

1. Aspects quantitatifs.

La méthode de Waksman distinguait les substances solubles dans l'eau froide et solubles dans d'eau chaude. Le tableau IX donne une idée des résultats publiés dans la littérature.

On voit, une fois encore, que les chiffres des différents auteurs sont variables : ceci peut refléter des techniques différentes ou des divergences réelles liées aux stations où les prélèvements ont été faits, à l'âge de la plantation ou à la date de récolte.

Au moment de la sénescence, les feuilles s'appauvrissent par transfert dans les régions perennantes de la plante, ainsi qu'on l'a dit plus haut. Par exemple,

TABLEAU IX

Taux de substances hydrosolubles dans certaines litières (en % de matière sèche)

*	c		h		j		l		n		p	
	F	C	F	C	F	C	F	C	F	C	F	C
Bouleau	11,2	3,4	5,2	11,8	9,1	6,4	14,8	9,2	–	–	4,0 4,6	2,9 2,9
Hêtre	–	–	5,9	4,4	–	–	7,2	6,1	7,9	15,6	2,6 7,6	3,3 9,0
Chêne	–	–	10,3	12,1	–	–	9,1	8,3	–	–	8,2	7,4
Aulne	–	–	15,0	10,3	12,7 13,4	4,3 8,2	–	–	–	–	–	–
Frêne	–	–	15,0	10,3	–	–	–	–	–	–	–	–
Picea	18,7	10,0	4,7	3,4	2,6	5,7	–	–	–	–	5,1	3,7
Pinus	13,3 18,5 16,7	8,1 9,8 8,2	4,1	5,0	10,1 5,2	6,8 6,2	4,0	3,8	–	–	5,2 4,8	4,1 3,5
Abies	17,2 18,1	7,1 8,3	4,4	5,5	–	–	–	–	–	–	–	–
Mélèze	15,8	12,6	15,2	10,0	–	–	–	–	–	–	2,9	5,6

* Voir tableau VI, liste des références.
F = soluble à froid - C = soluble à chaud.

les flavonoïdes s'accumulent dans les feuilles de Hêtre en septembre-octobre, mais diminuent ensuite très vite pour disparaître des feuilles mortes (Tissut, 1968). Les acides aminés sont eux aussi mobilisés au début de cette période. Waksman *et al.* (1928) comparèrent l'hydrosoluble à froid de feuilles de Chêne vertes et jaunissantes. Les chiffres passent de 17,7 % à 10,3 %, les sucres réducteurs de 7,2 % à 3,2 % et l'azote hydrosoluble est divisé par 2. Une légère différence dans la date de prélèvement peut donc expliquer certaines divergences.

D'autre part, Nykvist (1963) a montré que l'hydrosoluble est lessivé beaucoup plus rapidement des feuilles d'Angiospermes que des aiguilles de Conifères (Tableau X) et Sowden et Ivarson (1962) aboutissent à la même conclusion pour les sucres. Ces différences sont très atténuées si la litière est broyée avant l'extraction. C'est également l'opinion de Bruckert (1970).

On voit que les Conifères paraissent se distinguer non seulement par une pauvreté intrinsèque en substances hydrosolubles, mais aussi par leur inaptitude

TABLEAU X

Effet du broyage sur l'extraction des substances hydrosolubles (N = Nykvist *(1963) : en % de matière sèche - B* = Bruckert *(1970) : en ppm d'acides carboxyliques)*

	Feuilles entières		Feuilles broyées	
	N	B	N	B
Frêne	16,5	–	20,8	–
Aulne	12,0	–	12,2	–
Bouleau	10,7	–	13,7	–
Chêne	7,1	685	13,3	2 696
Hêtre	3,8	–	6,2	–
Epicéa	1,1	–	12,5	–
Pin sylvestre	0,9	124	10,2	470

à les libérer. Que le broyage permette d'améliorer l'extraction est une banalité, mais qu'il ait beaucoup plus d'effet sur les Conifères que sur les Angiospermes, comme l'affirme Nykvist, reflète une différence importante. Les aiguilles de Conifères sont généralement entourées d'une cuticule épaisse s'enfonçant entre les cellules épidermiques et le mésophylle, comme l'endoderme, présente souvent les réactions de la lignine. Ceci peut expliquer une perméabilité plus faible que chez les feuilles d'Angiospermes à cuticule fine et mésophylle cellulosique. Mais des feuilles à cuticule épaisse comme celles de Houx ou de Chêne-vert se décomposent beaucoup plus facilement que les aiguilles.

Au cours du temps, les fractions hydrosolubles diminuent rapidement : c'est normal puisqu'elles sont lessivées par les précipitations. Elles renferment de petites molécules plus facilement catabolisées que les polymères dont l'attaque suppose d'abord le fractionnement (cas des sucres, des acides aminés, des acides carboxyliques dont les plus abondants sont des intermédiaires métaboliques comme le citrate ou le malate).

La diminution des fractions hydrosolubles au cours du temps peut aussi s'expliquer en partie par des phénomènes de condensation conduisant à des polymères insolubles. Enfin, à partir de substances solubles, les microorganismes peuvent synthétiser rapidement des polymères nouveaux. Il est malheureusement impossible d'imaginer la part prise par ces différents mécanismes dans les pertes en hydrosolubles.

D'une manière générale et approchée, les litières riches en substances hydrosolubles sont aussi les plus rapidement décomposées. En effet, les petits substrats sont parfois indispensables à la biodégradation des molécules récalcitrantes comme la lignine.

Inversement, la répression par le catabolite exercée notamment par le glucose ne paraît pas à considérer dans les milieux naturels où les petites molécules rapidement consommées atteignent exceptionnellement des concentrations assez élevées pour agir. Quand on ajoute au sol de la cellulose et du glucose, la première n'est pas protégée, au contraire sa dégradation s'accélère. Mais il arrive aussi que

des litières riches en hydrosolubles soient dégradées moins vite que des litières pauvres. C'est l'exemple de la Callune et de la Fétuque qui contiennent respectivement 29 % et 9 % de carbone hydrosoluble (Jung, 1968). C'est que la qualité de cette fraction (Schvartz, 1975) est sans doute plus importante que sa quantité.

2. Aspect qualitatif

Les extraits de litière contiennent des « bons » substrats, facilement utilisables comme sources d'énergie, de squelettes carbonés et d'azote. Ils peuvent aussi contenir des substances inhibitrices ou toxiques.

Nykvist (1963) a dosé les sucres, les acides carboxyliques et les acides aminés des fractions hydrosolubles de sept litières, 5 d'Angiospermes et 2 de Conifères. L'ensemble de ces trois fractions représente 10 à 25 % de l'hydrosoluble total.

Les tableaux XI à XIV résument les principales données bibliographiques concernant ces substances que l'on peut classer approximativement comme de « bons » substrats.

L'examen de ces tableaux montre une fois encore une grande variabilité suivant les publications, même dans le cas de deux chercheurs travaillant suivant les mêmes méthodes et dans la même région. Ceci rappelle que des différences infimes au niveau de la station et même de l'individu peuvent modifier le métabolisme de la plante. Par exemple, l'intensité de l'éclairement influe sur les synthèses aromatiques. Dans les pelouses d'altitude, les feuilles des myrtilles rougissent en automne; elles jaunissent sous le couvert forestier, à quelques dizaines de mètres des premières. Les feuilles de Hêtre exposées au soleil contiennent deux à trois fois plus de flavonols en novembre que les feuilles des pousses d'ombre, mais contiennent en octobre moins de leucoanthocyanes que celles-ci (Tissut, 1968). De même, sur les stations pauvres en bases ou carencées en N ou P, les synthèses aromatiques sont exaltées (Coulson *et al.*, 1960; Davies *et al.*, 1964 b).

Il y a peu de commentaires à faire concernant la composition en sucres et en acides aminés. La première est relativement peu variée. De la seconde, on connaît trop peu de choses, mais il faut se rappeler que la quantité et la qualité des acides aminés disponibles paraît exercer un effet sélectif sur la composition de la microflore. Il y a là un domaine très complexe et peu étudié.

Les acides carboxyliques et les acides phénols ont retenu davantage l'attention, dans la mesure où ils interviennent dans le lessivage des bases et la podzolisation, mais ils ont été rarement analysés de façon précise et nos renseignements sur les flavonoïdes sont très vagues.

Au total, les fractions identifiées représentent 20 % ou au mieux 30 % de l'hydrosoluble. Le reste comprend des substances de nature mal connue ou difficilement dosables, comme les tannins; Lossaint (1959) évalue la part de ceux-ci dans l'hydrosoluble à 50 % chez le Charme et 4 % chez le Pin. Mais si l'on appelle tannin toute substance capable de se fixer sur la poudre de peau ou la polyvinylpyrrolidone, on y inclut une gamme étendue de substances aromatiques simples ou plus complexes comme les tannins vrais, galliques ou catéchiques, et des produits de condensation de faible encombrement moléculaire et de composition mal définie (complexes polyphénol-protéine) (Gallardo *et al.*, 1975).

TABLEAU XI

Teneur en sucres hydrosolubles de quelques litières (Nykvist, *1963*, Jung, *1968*) *(en % de la matière sèche)*

	Glucose	Fructose	Xylose	Saccharose	Total
Frêne	0,9	0,2	–	–	1,1
Aulne	0,8	0,4	0,3	–	1,5
Bouleau	0,8	0,4	0,4	0,07	1,67
Chêne	0,7	0,5	T	T	1,2
Hêtre	0,3	0,4	0,04	–	0,74
Epicéa	0,08	0,02	–	–	0,10
Pin	0,06	0,02	–	–	0,08

Sucres réducteurs exprimés en glucose (Jung)

Hêtre = 0,19 Pin = 0,88
Sapin = 0,13 Callune = 3,06
T = traces

TABLEAU XII

Acides aminés des extraits de litière (Jung, 1968; Muir *et al.*, 1964)
Totaux en % de matière sèche foliaire. Chaque acide aminé est ensuite exprimé en % du total.

	Hêtre	Callune	Fétuque	*Acacia albida*	Pin (Jung)	Pin (Muir)
Totaux	0,11	0,13	0,33	0,18	0,09	
Proline	8	0	14	19	0	8
Ac. Aspartique + serine + glycocolle	18	22	18	23	4	13
Asparagine + arginine	4	14	13	2	24	15
Ac. glutamique	20	21	6	13	29	6
Histidine	1	3	3	4	12	T
Lysine	1	4	8	7	13	2
Alanine	9	11	5	12	16	22
Tyrosine	<1	5	2,5	T	T	T
Phenylalanine	<1	4	2	<1	T	T
Threonine	4	3	9	8	T	2
Leucine + Isoleucine	23	7	11	2	2	5
Valine	10	7	8	9	T	T
Tryptophane	0	T	2	T	0	0
Ac. γ-amino-butyrique	Non déterminé					17

T = traces

TABLEAU XIII

Acides carboxyliques des extraits de litière (Nykvist, 1963; Jung, 1968; Bruckert, 1970). *Totaux en % de la matière sèche foliaire. Chaque acide est exprimé en % du total (maximum et minimum)*

	Frêne	Aulne	Pin	Sapin	Bouleau	Hêtre	Chêne	Callune	Fétuq.	*Acacia albida*
Totaux	–	–	0,02	0,03	–	0,06	0,14	–	–	–
	2,01	0,19	–	0,07	0,59	0,22	–	0,45	0,46	1,06
	–	–	0,10	0,08	–	0,91	0,30	0,41	0,13	
Lactiq.	T	T	0	0-T	T	11-T	T	0-T	9-5	T
Succin.	T	T	T	10-T	T	21-33	2-50	3-2	17-7	2
Malique	56	50	33-10	50-8	24	29-72	50-44	9-5	22-29	49
Citrique	22	50	41-67	46-50	71	14-67	32-50	28-40	18-50	38
Quiniq.	–	–	34	32	–	6-7	–	40-58	0-26	9
Glucur.	–	–	T	T	–	2-15	<1	0-1	<1-4	T
Oxaliq.	–	–	15	8-13	–	3	21	7-6	2-11	1

T = traces

TABLEAU XIV

Acides phénols des extraits de litière (Jung, 1968; Bruckert, 1970)
Totaux exprimés en % de la matière sèche foliaire.
Chaque acide est exprimé en % du total

	Pin	Sapin	Hêtre	Chêne	Callune	Fétuque	*Acacia albida*
Totaux	0,019	0,003 0,009	0,007 0,006	0,049	0,009 0,049	0,004 0,003	0,012
Férulique	11	T-15	8-3	2	>1-15	>1-34	1
Vanillique	16	12-17	15-16	15	7-12	34-64	7
p. coumarique	11	31-37	8-21	8	12-37	9-20	44
p. hydroxybenz.	13	4-19	5-23	9	1-4	9-13	7
Gentisique	4	T-4	3-4	4	4-10	1-0	5
Caféique	13	T-8	2-44	2	8-26	7-3	T
Protocatéchique	8	3-8	3-21	3	3-4	0	0
Chlorogénique	12	12-25	4-14	25	12-33	T-4	35
Gallique	12	0-3	0-3	33	3-6	0	0

T = traces

Coulson *et al.* (1960) considéraient que les polyphénols des litières fraîches et même des exsudats foliaires se transformaient en substances plus complexes au contact du sol. En fait, ces transformations interviennent très vite. Bruckert *et al.* (1971) rencontrent de tels polymères dans les pluviolessivats. Lors de la nécrose, la semi-perméabilité membranaire est supprimée et les constituants cellulaires, jusque là compartimentés, diffusent, se mêlent et réagissent entre eux : les hétérosides phénoliques sont hydrolysés et les aglycones libérés sont oxydés en semi-quinones très réactives, susceptibles de se condenser entre elles et avec les substances azotées présentes. Il apparaît ainsi une famille de produits bruns, de dimensions moléculaires très variables dont les plus petites sont solubles, tandis que les plus grosses s'accumulent dans les cavités cellulaires comme on le verra plus loin.

L'N combiné dans ces complexes est en partie protégé contre la biodégradation. On retrouve ici l'idée de Handley (1954). Elle ne suffit pas à elle seule à expliquer la formation du mor ou du mull, mais elle n'en a pas moins été très féconde. En plus du blocage de l'N, ces polymères sont capables d'inactiver les enzymes telles que les cellulases (Benoit et Starkey, 1968). La stabilité des complexes tannins-protéines est un phénomène connu de l'homme depuis des millénaires (Handley, en 1961, évoquait les brodequins des légionnaires romains conservés dans les tombes antiques). Il a été contrôlé à diverses reprises (cf. par exemple Basaraba et Starkey, 1966; Davies *et al.*, 1964 a) et confirmé par la synthèse de polymères artificiels.

Il faut enfin — bien qu'il ne s'agisse pas de substances hydrosolubles — évoquer les fractions extractibles par les solvants organiques. Elles sont mal connues d'autant plus que les solvants utilisés varient d'un auteur à l'autre, et l'on ne remarque pas de différences entre « résineux » et Angiospermes. D'après les données de Mikola (1955), le taux moyen de substances éthero-solubles est de 8,1 % pour trois espèces de Conifères et de 7,8 % pour quatre espèces de Bétulacées, alors qu'il s'abaisse à moins de 2 % chez une Graminée. Selon Waksman *et al.* (1928), la litière de Pin en renferme 7,5 %, celle de Chêne jaunissant 4,01 %, une mousse *(Hypnum)* 4,6 %, et la paille de céréale 1,26 %.

3. Evolution de l'hydrosoluble au cours du temps

Au cours des deux premiers mois, après la chute des feuilles, la teneur en polyphénols extractibles passe de 1,4 % *(Abies)* et 1,3 % *(Picea)* à 0,25 % et 0,22 %. Pour *Pinus,* les chiffres fournis par Hayes (1965) sont de 1,1 % et 0,4 %. La teneur en polyphénols diminue de 80-90 % en 5 semaines chez les feuilles de Chêne et de Hêtre (King et Bloomfield, 1968) sans qu'on puisse décider dans quelle mesure ils sont dégradés ou transformés en polymères insolubles.

Les acides aminés disparaissent à peu près en 4 jours dans les extraits étudiés par Nykvist (1963) et en aérobiose. Les sucres sont consommés peut-être un peu moins vite dans les mêmes conditions, ainsi que les principaux acides carboxyliques (citrique et malique). En anaérobiose, ces mêmes phénomènes sont moins rapides et la litière tend à s'enrichir en acides gras de la fermentation (lactique, succinique). Selon Waksman *et al.* (1928), la fraction éthero-soluble représentant 9,3 % des feuilles vertes de Chêne tombe à 2-3 % en 6 mois en aérobiose, mais est encore de 7 % en anaérobiose.

En fait, ces bilans sont très décevants, car les phénomènes de biodégradation du matériel végétal s'accompagnent de néosynthèses microbiennes et d'apports par les pluviolessivats ou les remontées de sol. Les analyses révèlent un bilan global et il reste impossible de faire la part des pertes et des gains ou de connaître directement l'origine de ces derniers.

4. Les substances inhibitrices

La toxicité des extraits de litière a été souvent étudiée, et Dommergues en a discuté, dans le premier volume de cette série (1971). Il est quand même utile de rappeler certains points. De très nombreux végétaux contiennent des substances que l'on peut qualifier d'antibiotiques au sens large (cf. par exemple Bishop et McDonald, 1951; Rice, 1965).

On considère aujourd'hui que ces substances existent dans la plante à l'état de précurseurs inactifs (par exemple hétérosides) activés lors des attaques parasitaires ou de la nécrose; ou bien ce sont des substances synthétisées sous l'influence d'un stimulus biologique d'origine externe : agression d'un parasite ou même d'un non-parasite. Ce sont alors les phytoalexines.

Lorsqu'ils sont identifiés, ces antibiotiques sont le plus souvent des composés cycliques (polyphénols ou terpénoïdes) mais aussi des stéroïdes, des alcaloïdes, des composés polyacétyléniques. Certains sont tellement labiles que leur intervention dans les litières est peu probable. Au contraire, on a vu plus haut que les polyphénols, ou plutôt leurs produits d'oxydation, avaient des effets inhibiteurs sur certains systèmes enzymatiques. A dose suffisamment élevée, ils peuvent même avoir une action létale sur des germes non adaptés. Mais à dose plus faible, ils sont dégradés en intermédiaires des cycles métaboliques.

Dans ce tableau, il ne faut pas oublier les strates inférieures : le « sphagnol » des Bryophytes est encore mystérieux, mais pourrait inhiber les cellulases de *Trichoderma* (Kilbertus, 1970). Les lichens produisent des quantités notables de composés antimicrobiens (André *et al.*, 1975) et leur biomasse est suffisante dans certaines forêts d'altitude pour qu'ils puissent influer sur la composition de la microflore des litières et du sol, et donc sur l'activité biologique du système.

Au cours du temps, la toxicité des litières s'abaisse par élimination de composés antimicrobiens d'origine végétale. Mais d'autres antibiotiques peuvent apparaître, qui sont produits par les microorganismes. On pense aussitôt pénicilline ou streptomycine, mais les champignons producteurs d'antibiotiques sont également nombreux parmi les Hyménomycètes des litières (Clitocybes, Collybies, Marasmes, Mycènes, etc.) (Brian, 1951).

Dans quelle mesure ces substances agissent-elles dans la nature, il est difficile de le dire. On sait qu'elles sont produites *in vitro*, mais que les antibiotiques sont des molécules fragiles, rapidement détruites ou inactivées dans le sol de sorte qu'elles n'apparaissent pas *in situ*. Cependant, il ne fait plus de doute aujourd'hui qu'elles interviennent dans l'établissement de l'équilibre biologique édaphique et on ne peut pas exclure qu'il en soit de même dans les litières.

Enfin, l'activité microbienne conduit à la formation de substances simples et banales comme l'ammoniac, l'éthylène, le dioxyde de carbone ou les acides carboxyliques, et ces composés peuvent avoir un effet antimicrobien à dose

suffisante. Ce problème a été envisagé bien souvent au niveau du sol, avec des réponses contradictoires, mais Bruckert *et al.* (1970) attribuent aux acides de la fermentation, la toxicité des litières décomposées en anaérobiose.

5. Effets sur la faune

Les constituants hydrosolubles d'origine végétale ou microbienne exercent des effets attractifs ou répulsifs sur la faune et ceci revêt sans doute une importance considérable, compte tenu du rôle majeur joué par les animaux dans la décomposition des litières. Un des chapitres de cet ouvrage lui est consacré et nous n'avons pas à nous apesantir sur ce point. Nous nous limiterons à deux exemples. Bocock *et al.* (1960) montrèrent que les lombrics négligeaient la litière de Chêne jusqu'à 6-8 mois et consommaient d'abord celles de Frêne, de Noisetier ou de Bouleau. Il en est probablement de même pour les cloportes et les millepattes, et ceci est généralement attribué à des teneurs élevées en polyphénols chez les végétaux non consommés. Saito (1966) rencontre dans une hêtraie d'altitude, des Myriapodes, des Collemboles, des larves d'Insecte et des Acariens. Mais les feuilles décolorées sous l'action des Hyménomycètes sont seules attaquées, et au laboratoire, les larves de Diptères ne consomment qu'elles. L'auteur en conclut que la préférence des micro-arthropodes est déterminée plus par l'état de décomposition des feuilles que par l'espèce végétale. On peut rapprocher cette observation du fait que la vanilline, produit formé dans la pourriture blanche du bois, attire les termites (Lund, 1965).

En conclusion, on peut affirmer que les polyphénols, malgré une concentration relativement faible, constituent une fraction dont l'importance est fondamentale pour l'évolution des litières, à la fois par leur effet sur les microorganismes et par leur aptitude à former des complexes dans lesquels l'azote se trouve sous une forme indisponible pour de nombreux décomposeurs et difficilement digestible par les consommateurs.

D. LES FRACTIONS INSOLUBLES

Les parois représentent, en poids, la majeure partie des litières. Elles sont composées principalement de cellulose, d'autres polysaccharides variés (pentosanes, glucanes, galactanes) désignés sous le nom d'hémicelluloses, et enfin de composés pectiques. A ces constituants de base s'ajoutent des substances surnuméraires et plus ou moins mal définies : cutine et subérine dans les tissus de revêtement, lignine dans les tissus sclérifiés (fibres, sclérenchyme) et vasculaires (xylème).

La cutine, les composés pectiques, et surtout la subérine, ont été relativement peu étudiés au niveau des litières, mais on sait par ailleurs que les composés pectiques sont facilement dégradés s'ils ne sont pas masqués par la lignine. La cutine peut être attaquée sur le vivant, comme on l'a vu plus haut, mais la cuticule est encore présente sur les feuilles mortes et, au moins dans certaines stations, il semble que son élimination soit l'œuvre d'animaux qui déchirent les cellules épidermiques en exposant le parenchyme palissadique à l'action des consommateurs et des décomposeurs.

Quant à la subérine, les écorces sont un matériel beaucoup trop négligé,

dont la décomposition est mal connue, et qui mériterait plus d'attention. La subérine se rencontre aussi dans les écailles de certains bourgeons et ceci pourrait expliquer leur résistance à la biodégradation.

On s'est surtout préoccupé des hémicelluloses, de la cellulose et de la lignine. Les données de la littérature sont réunies dans le tableau XV. On y voit que les taux d'hémicelluloses et de cellulose sont compris entre 10 et 25 % en général, mais que ceux de la lignine varient de 5 à 50 %. Ceci est dû à la difficulté de doser la lignine de façon spécifique et sans artefact. Certains auteurs utilisent des méthodes dérivées de celle de Klason et basées sur une attaque sulfurique brutale, suivie d'une hydrolyse à 120°C; or la lignine n'est pas seule à résister au traitement, peut-être même certains constituants sont-ils « carbonisés » et les chiffres obtenus sont entachés d'une forte erreur par excès. D'autres auteurs (Lindeberg, 1946; Stoeckli, 1951; Mikola, 1955) solubilisent la lignine par l'acide thioglycolique (méthode de Holmberg), mais le traitement comporte une attaque à la soude qui, même à la concentration employée, peut dissoudre d'autres produits comme les polymères bruns et les chiffres, quoique plus bas, sont probablement encore excessifs.

Dans le cas des Angiospermes, si l'on tient compte de la proportion des tissus vasculaires et de soutien par rapport aux parenchymes, des chiffres atteignant 30 % sont difficilement acceptables si l'on pense que du bois de Hêtre renferme environ 24 % de lignine de Klason. Des taux de 5 à 8 % sont plus probables (Williams et Gray, 1974).

TABLEAU XV

Teneurs en hémicelluloses, cellulose et lignine dans les litières (% de matière sèche)

	Hemicelluloses	Cellulose	Lignine
Erable (b - S)	8,8	26,8 - 10,4	15,5 - 18,3
Bouleau (p) (b)	(25,1 - 25,9)	(14,2 - 14,5)	(39 - 36,3) 21,9
(j - c - S)	12,5	14,1 - 17,9 - 9	29,2 - 17,1 - 26,3
Hêtre (n - S - F)	17,6 - 13,1	31,7 - 15,6 - 30	34,0 - 29,5 - 48
(p)	(22,6 - 21,2)	(23,3 - 11,5)	(40,6 - 35,9)
Peuplier (b - j - c)	8,2 - 13,6	27,1 - 16,1 - 21,1	20,0 - 16,4 - 14,6
Chêne (p - S)	19,9	14,2 - 14,4	37,9 - 19,4
Aulne (j)	(10 - 9,7)	(10 - 10,4)	(15 - 10)
Mélèze (p - c - S)	22,4	9,2 - 22,4 - 9,8	57,7 - 23 - 23,4
Douglas (p - c)	19,7	11,3 - 16,9	44,3 - 24,8
Epicéa (p - j - c)	21,9 - 12,6	13,9 - 15,8 - 18,5	38,5 - 30,1 - 17,5
Pin (p - j)	(18,1 - 19,1) - (11,2 — 14,1)	(16,6 - 19,3) - (21,9 - 21,5)	(42 - 45,6) - (15,4 - 18,5)
(c)		19,7 - 28,2	23,8 - 27,5
Sapin (c - S)		(19,1 - 17,2) - 14,8	(23,0 - 25,0) - 31,7

Les lettres entre parenthèses renvoient aus auteurs (cf. Tableau VI)
S = Stoeckli (1951) - F = Falck (1930)

C'est Falck (1930) qui
principaux de dégradation des
Hêtre exposées à l'action de *Cli*
dans les hêtraies, et de *Coniop*
subissent des altérations très dif

Décomposition des aig
l'action de deux champi

Epicéa :	Lignine
	cellulose
Hêtre :	Lignine
	Cellulose

Sous l'effet de *Clitocybe*
pose au moins aussi vite que la
bois. Sous l'action de *Conio*
lignine.

Par la suite, d'autres aut
berg, 1946; Saito, 1957), mai
les champignons des litières n'a
pose davantage la lignine ou l
1951). Plus tard, Saito (1965)
raissaient des quantités import
L'une des deux espèces libère
syringique, comme dans la pou
produits de dégradation de la
la litière, l'azote soluble et les s

Ainsi la décomposition
sence d'Hyménomycètes de p
des pertes de poids de 30 à 5(
hémicelluloses, la lignine dispa
de substances hydrosolubles et
produit fragile, de couleur clair

Dans le cas contraire, les
muler, l'azote n'est pas mobil
s'assombrit et, s'il n'est pas frag

Falck (1930) tira de ses
mor (= humus brut) à l'abse
bientôt contredite par Romme
l'oubli.

C'est Falck (1930) qui attira le premier l'attention sur les deux modes principaux de dégradation des litières. Des aiguilles d'Epicéa et des feuilles de Hêtre exposées à l'action de *Clitocybe nebularis,* champignon commun en octobre dans les hêtraies, et de *Coniophora cerebella,* agent de pourriture brune du bois, subissent des altérations très différentes (Tableau XVI).

TABLEAU XVI

Décomposition des aiguilles d'Epicéa et des feuilles de Hêtre sous l'action de deux champignons (pertes de poids en % en 11 semaines)

		Clitocybe	Coniophora
Epicéa :	Lignine	– 13 %	– 1 %
	cellulose	– 15 %	– 55 %
Hêtre :	Lignine	– 42 à – 58 %	0 à + 0,7 %
	Cellulose	– 27 à – 31 %	– 48 à – 53 %

Sous l'effet de *Clitocybe,* les feuilles se décolorent et la lignine se décompose au moins aussi vite que la cellulose, comme dans les pourritures blanches du bois. Sous l'action de *Coniophora,* la cellulose est décomposée, mais non la lignine.

Par la suite, d'autres auteurs aboutissent à des résultats semblables (Lindeberg, 1946; Saito, 1957), mais chaque espèce présente une certaine spécificité : les champignons des litières n'attaquent pas le bois et chacun d'entre eux décompose davantage la lignine ou la cellulose suivant la nature de la litière (Stoeckli, 1951). Plus tard, Saito (1965) montra que, sous l'action de deux *Collybia,* apparaissaient des quantités importantes d'azote ammoniacal et de sucres réducteurs. L'une des deux espèces libère aussi des quantités décelables d'acides vanillique et syringique, comme dans la pourriture blanche du bois et ces deux acides sont des produits de dégradation de la lignine. En l'absence de champignons décolorant la litière, l'azote soluble et les sucres réducteurs diminuent au contraire.

Ainsi la décomposition de la litière suit deux voies divergentes. En présence d'Hyménomycètes de pourriture blanche, la dégradation est rapide avec des pertes de poids de 30 à 50 % en 6 mois (Lindeberg, 1946). La cellulose, les hémicelluloses, la lignine disparaissent tandis que se forment de grandes quantités de substances hydrosolubles et que l'N est mobilisé. La litière se transforme en un produit fragile, de couleur claire, qui finit par se résoudre dans le sol.

Dans le cas contraire, les pertes de poids sont lentes, la lignine paraît s'accumuler, l'azote n'est pas mobilisé et l'activité biologique reste faible; le produit s'assombrit et, s'il n'est pas fragmenté par la faune, il s'accumule sur le sol.

Falck (1930) tira de ses observations une théorie attribuant la formation du mor (= humus brut) à l'absence de pourriture blanche. Mais son opinion fut bientôt contredite par Rommel (1932), puis Mikola (1956) et elle tomba dans l'oubli.

Pourtant, la pourriture blanche des litières est un phénomène commun dont chacun peut contrôler la réalité en parcourant nos forêts. En plaine, elles apparaissent à la fin de l'été ou en automne : c'est l'époque des « pieds bleus », des clitocybes « nebularis », des pratelles des bois. Elles se poursuivent en hiver, au moins quand celui-ci ne comporte pas de gel prolongé, puis vers avril-mai elles disparaissent, mais il arrive qu'on en trouve toute l'année.

Selon Toutain (1974), elles sont plus fréquentes dans les hêtraies à mull que dans les stations à moder, mais elles ne sont pas absentes de celles-ci. Quant aux facteurs qui les favorisent, ils sont encore très obscurs : la pourriture blanche est un processus strictement aérobie, mais exigeant cependant une humidité suffisante. A titre d'exemple, dans un tas de sciure, la pourriture blanche est localisée un peu au-dessous de la surface sur moins d'une dizaine de centimètres d'épaisseur, sans jamais pénétrer plus profondément. Mangenot (1974) étudiant la ligninolyse dans les sols, considère qu'elle est très active dans les forêts équatoriales : les pourritures blanches sont assez fréquentes dans les sols bruns à mull acide et plus rares dans les podzols. Brun (1978) arrive à des conclusions analogues concernant les litières.

La pourriture blanche des litières n'est pas essentiellement une décomposition de la lignine. Reisinger *et al.* (1978) ont montré qu'elle pouvait se développer sans qu'il y ait altération ultrastructurale des tissus lignifiés. L'aspect principal de ce type d'attaque, dans le cas des litières, est une dégradation des polymères bruns formés comme on l'a vu plus haut (polymères polyphénol-protéines), et actuellement les enzymes de décoloration produites par un Collybie sont en cours de purification et d'identification. Eriksson (1978) a déjà décrit, chez des champignons du bois, une quinone : cellobiose oxydoreductase couplant l'oxydation des sucres et la réduction de quinones avec décoloration.

Ainsi s'explique la mobilisation de l'N des litières par les champignons de pourriture blanche (Saito, 1965) ainsi que l'activation considérable de la microflore à la suite de leur intervention.

Au fur et à mesure de la décomposition des litières, le matériel végétal s'enrichit en corps microbiens : hyphes des champignons filamenteux, cellules des levures et surtout des bactéries. On verra dans un prochain paragraphe, les conséquences qui en résultent pour la distribution de l'N dans les litières et le sol. Les parois des microorganismes contiennent en effet des proportions variables d'amino-polysaccharides (chitine des champignons, peptidoglycane des bactéries), composés de sucres aminés associés à d'autres polysaccharides, des protides, des lipides. Les modalités de leur dégradation sont moins bien connues et Reisinger et Kilbertus en traiteront dans le deuxième chapitre de ce livre.

III. LES CYCLES BIOGEOCHIMIQUES DES ELEMENTS MINERAUX DANS LES LITIERES ET DANS LES SOLS

A. DEFINITION DES CYCLES BIOGEOCHIMIQUES

En terrain nu, l'altération physico-chimique des roches libère des éléments minéraux comme K, Ca, Mg, Mn, Fe, Si, Al. Certains de ces éléments peuvent être entrainés par les eaux météoriques dans les ruisseaux et les rivières, et ainsi être évacués hors du bassin versant. Par la suite, ils peuvent se déposer dans des sédiments marins ou dans des bassins fermés et se retrouver plus tard de nouveau intégrés dans des roches. Nous dirons que de tels éléments ont été soumis à des cycles géochimiques.

Sous végétation forestière, une partie des éléments libérés en profondeur par l'altération physico-chimique précédente va être absorbée par les racines et entrer dans le monde vivant. Ces éléments vont être transférés dans des organes végétaux (feuilles par exemple) et vont retomber sur le sol, assurant ainsi une recharge en éléments nutritifs par le haut. Nous disons que de tels éléments participent à des cycles biologiques et nous désignerons, avec Ovington (1962) l'ensemble de ces cycles biologiques de courte durée, cycles fermés qui se greffent en quelque sorte sur des cycles géochimiques de beaucoup plus longue durée, sous le nom de cycles biogéochimiques.

L'importance des cycles biogéochimiques est fondamentale puisqu'ils assurent une redistribution des éléments dans le sol qui, sinon, s'appauvrirait sans cesse de plus en plus profondément. L'énergie nécessaire à cette remontée d'une partie des éléments vers la surface est assurée par l'énergie solaire et la capacité de photosynthèse des végétaux. La présence de litière sur la surface du sol correspond à un stockage provisoire des éléments. Lorsque la litière est épaisse, l'efficacité du cycle biogéochimique est diminuée, une partie des éléments étant mise temporairement en réserve. Lorsque la litière est peu épaisse, le stockage est inexistant, les cycles biogéochimiques se font plus rapidement et leur efficacité augmente.

B. NOTION DE MOBILISATION CHIMIQUE ET DE MOBILISATION BIOLOGIQUE

L'eau de pluie tombant sur une litière entraîne avec elle une matière organique hydrosoluble qui contient des cations. Nous désignons l'ensemble de ces produits sous le nom de percolats de litière. Lorsque ces percolats de litière pénètrent dans le sol (cf. fig. 2) ou bien ces percolats cèdent des cations au sol et s'appauvrissent en profondeur en tel ou tel élément, nous disons avec Juste (1965) qu'il y a une « mobilisation biologique » de cet élément au niveau de l'horizon; ou bien ces percolats s'enrichissent en cet élément et nous disons qu'il y a « mobilisation chimique » de cet élément dans le sol.

Dans tous les sols, il y a une mobilisation biologique de l'azote, et dans tous les sols acides, une mobilisation biologique du carbone.

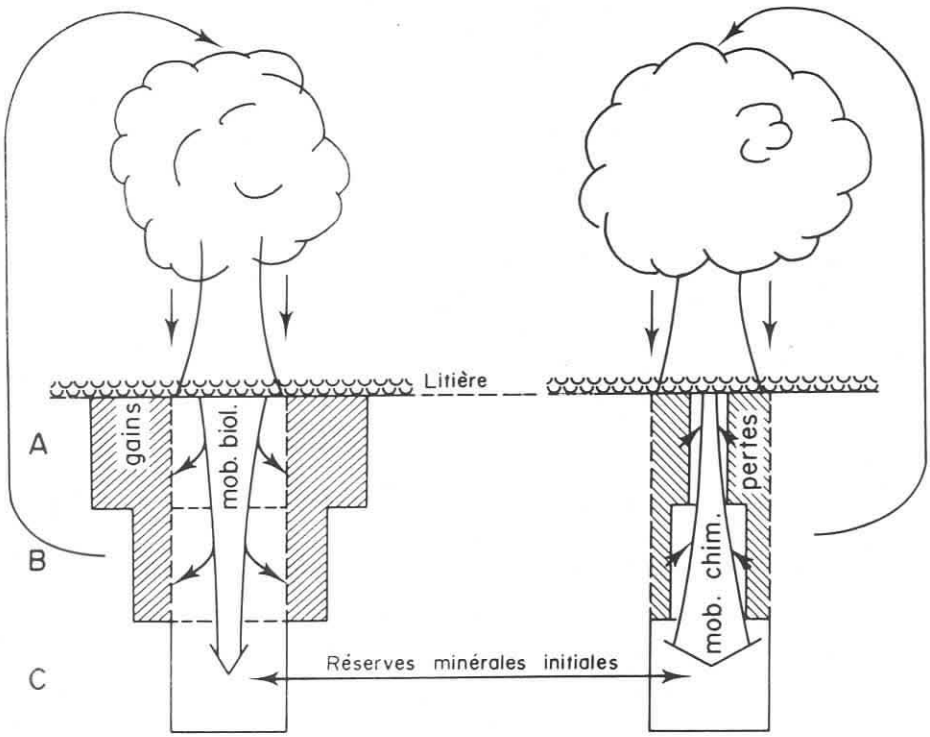


Fig. 2 — Cycles biogéochimiques, mobilisation biologique et mobilisation chimique : représentation schématique (d'après Toutain, 1974).

Dans les sols riches et bien pourvus en élément nutritifs, il y a une mobilisation chimique générale de tous les éléments minéraux, alors que dans les sols pauvres, il peut y avoir mobilisation chimique ou mobilisation biologique, selon l'importance relative des apports et des réserves (cf. fig. 3).

C. EXEMPLES DE CYCLES BIOGEOCHIMIQUES PARTICULIERS ET CONSEQUENCES POUR LES SOLS FORESTIERS

1. Remarques préalables

a) *Remarque sur les cycles biologiques annuels*

Au sein d'un écosystème en équilibre, écosystème forestier par exemple, tout apport annuel d'éléments au niveau de l'un des compartiments de cet écosystème est compensé par un départ équivalent de ces mêmes éléments hors de ce compartiment. Par conséquent, si, comme nous l'avons vu précédemment, pour l'ensemble des forêts de climat tempéré frais, il arrive chaque année sur le sol, au niveau des litières, de l'ordre de : 1 800 kg de C, 60 kg de N, 30 kg de K, 60 kg de Ca, 10 kg de Mg et 5 kg de P par hectare des quantités équivalentes de tous ces éléments vont quitter chaque année l'ensemble des litières.

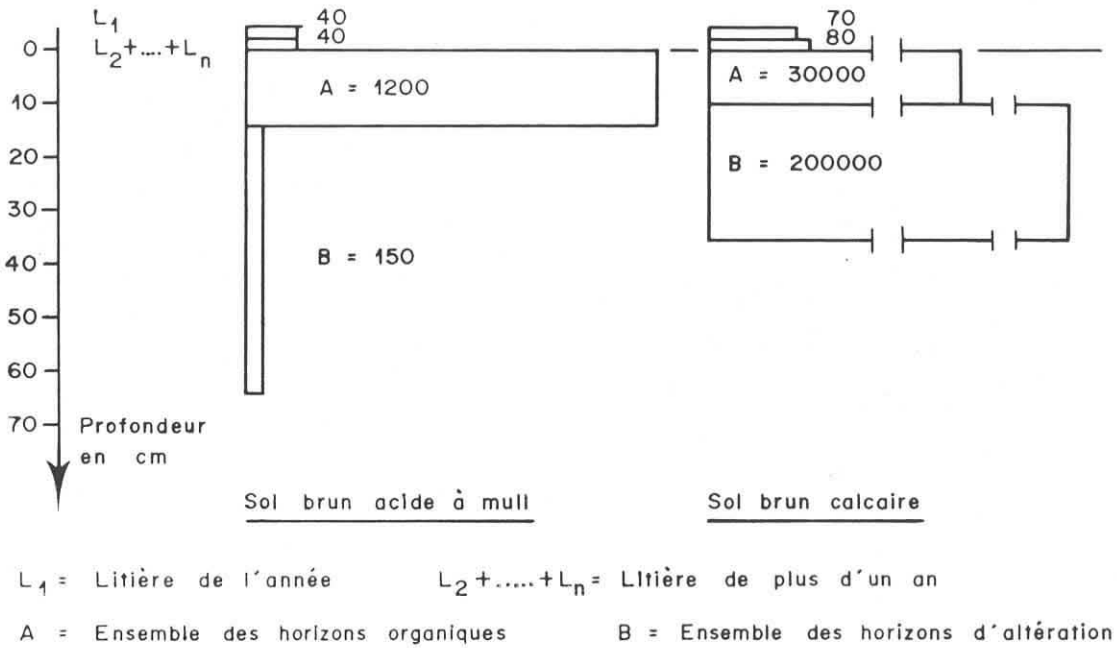
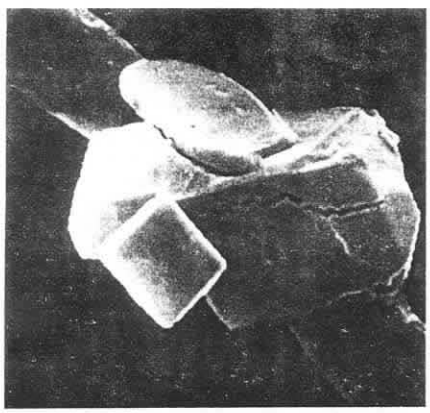


Fig. 3 — Bilan du calcium mobile (extrait à EDTA pH 6) dans un sol brun acide et dans un sol brun calcaire (en kg/ha) (d'après Toutain, 1974).

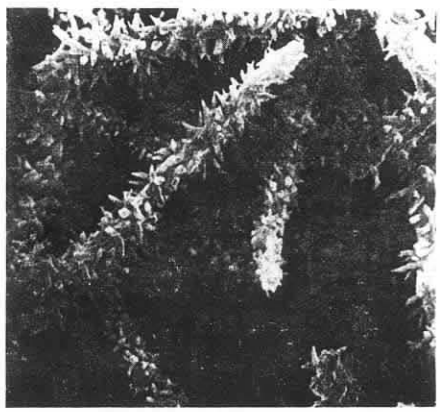
b) *Remarque sur les concentrations d'origine biologique*

La matière vivante peut, dans un milieu donné, prélever de façon sélective tel ou tel élément. Le rôle des racines dans ce choix sélectif est bien connu, il en est de même de nombreux organismes et microorganismes. Ainsi, dans une hêtraie croissant sur un podzol dont la roche-mère contient moins de 1 ‰ de Ca (Toutain, 1974), les feuilles des arbres contiennent déjà de l'ordre de 1 % de Ca et les champignons vivant sur de telles litières peuvent être entourés de cristaux d'oxalate de calcium (cf. photos 1 et 2) contenant plus de 30 % de Ca. Cet exemple permet de saisir la variété des microsites existant dans les litières en général.



2 µ

Photo 1 : Cristaux d'oxalate de calcium sur filament mycélien dans une litière de Hêtre (station à mull calcaire).



10 µ

Photo 2 : Cristaux d'oxalate de calcium sur filaments mycéliens dans une litière de Hêtre (station à mull acide).

2. Cycle biogéochimique du calcium

Les diagrammes de la figure 3 mettent en évidence l'existence d'une mobilisation chimique du Ca dans le cas du sol brun calcaire, et d'une mobilisation biologique dans le cas du sol brun acide. Mais dans le premier cas, la concentration en Ca mobile de l'horizon A_1 est plus faible que celle de l'horizon B, ce qui s'explique par une décarbonatation de surface par les acides organiques issus des litières et l'activité de la microflore (Toutain et Choné, 1979). Dans le sol brun acide, l'insolubilisation au niveau de l'horizon A des percolats de litière chargés en cations assure par contre une resaturation du milieu. Il y a donc entre ces deux sols issus de roches-mères très différentes, une certaine convergence des horizons de surface sous l'effet de la végétation (cf. fig. 4) et la formation possible de sols dits analogues (Pallmann, 1947).

3. Cycle biogéochimique du manganèse

Le manganèse est, de tous les éléments majeurs contenus dans les feuilles, celui qui subit la plus grande variabilité stationnelle. Le Tacon et Toutain (1973)

ont ainsi montré que les teneurs extrêmes en manganèse des feuilles sénescentes de Hêtre pouvaient être, dans l'Est de la France, dans un rapport de 1 à 40, alors que pour le calcium, elles ne variaient que de 1 à 5. D'autre part, la répartition du manganèse dans le sol est liée au type d'humification (Vedy, 1973); le manganèse s'accumule dans les composés humiques d'insolubilisation, soit en surface dans les sols bruns acides et au niveau des horizons spodiques $B_h - B_s$ dans les podzols. Elle est liée enfin aux conditions pédoclimatiques du milieu (Vallée, 1966) : l'équilibre $Mn^{++} \rightleftarrows Mn^{+++}$ est très sensible aux conditions du Eh, avec stockage sous forme Mn^{+++} pour des Eh élevés, ou entraînement sous forme Mn^{++} soluble vers les horizons inférieurs pour des Eh un peu plus faibles .

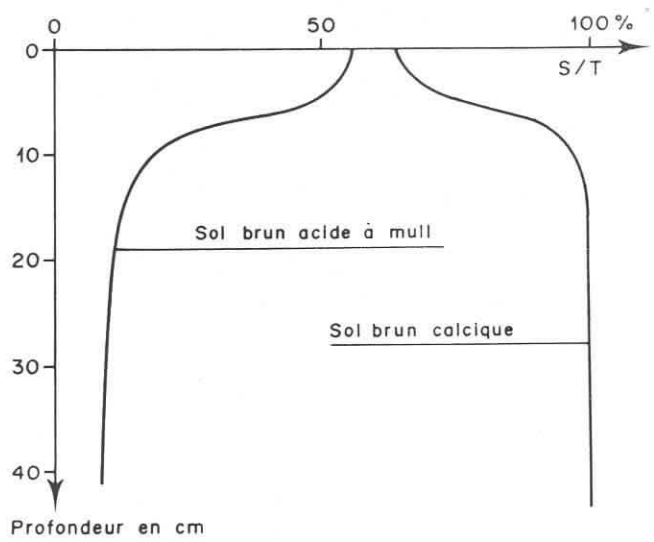
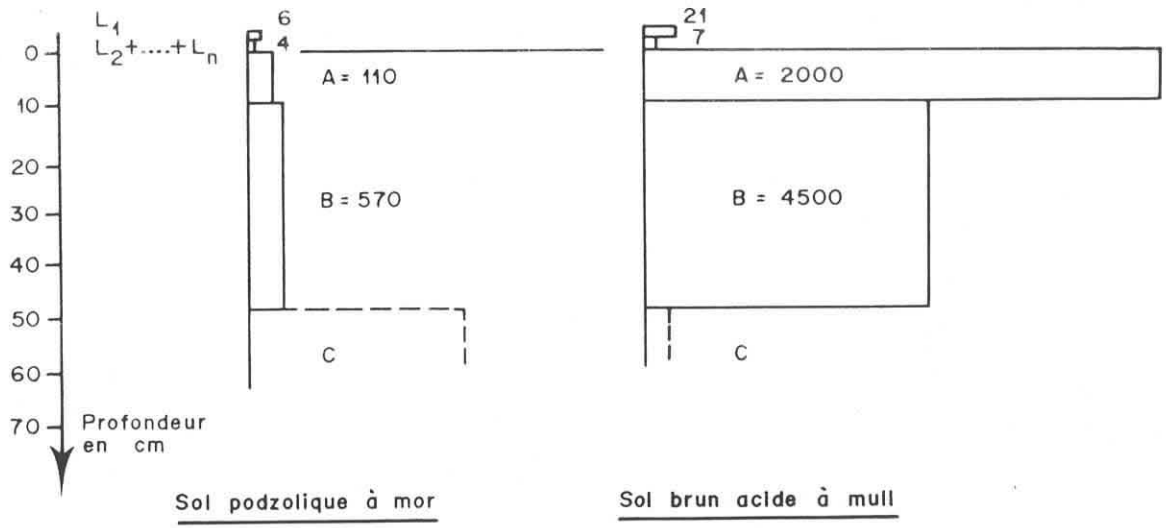


Fig. 4 — Répartition du rapport S/T avec la profondeur dans un sol brun acide à mull et dans un sol brun calcique.

Toutes ces différences expliquent d'aussi grandes disparités dans la répartition du manganèse que celles qui sont représentées sur la figure 5 : existence d'une mobilisation chimique sous l'humus de type mor et dans le sol cryptopodzolique et présence d'une mobilisation biologique dans le sol brun acide à mull (Toutain, 1974). L'efficacité de la mobilisation biologique dans les sols à mull peut d'ailleurs avoir des conséquences importantes sur l'équilibre du milieu forestier, comme l'ont montré Rousseau (1959) et Vallée (1966). En effet, dans de tels milieux, et à la suite de faibles variations saisonnières du Eh (au moment de la fonte des neiges par exemple, en climat montagnard) les solutions du sol peuvent atteindre des teneurs toxiques en manganèse pour les jeunes semis de Sapin ou d'Epicéa qui seront ainsi éliminés du milieu.



L_1 = Litière de l'année $L_2+....+L_n$ = Litière de plus d'un an

A = Ensemble des horizons organiques B = Ensemble des horizons d'altération

C = Réserves minérales mobilisables

Fig. 5 — Bilan du manganèse mobile (extrait à EDTA pH 6 et EDTA pH 12) dans un sol podzolique à mor et dans un sol brun acide à mull (d'après Toutain, 1974).

4. Cycle biogéochimique du fer, de l'aluminium et de quelques oligo-éléments

Les apports biologiques de fer et d'aluminium sont généralement insignifiants par rapport aux réserves mobilisables contenues dans le sol; ils ne jouent donc qu'un rôle négligeable dans la redistribution de ces éléments dans le profil. Il n'en est pas toujours ainsi, en particulier dans les sols sableux très pauvres, les apports biologiques peuvent représenter une fraction importante de l'aluminium et du fer présents dans le profil. Belousova (1974) a montré que dans les podzols boréaux très appauvris en surface, une grande partie du fer entraîné dans les horizons spodiques avait une origine biologique.

Quant aux retombées biologiques d'aluminium, Juste (1965) en a étudié les conséquences agricoles avec la mise en culture des sables dunaires en Gascogne, autrefois occupés par des forêts résineuses. Il a montré que les concentrations biologiques d'aluminium pouvaient expliquer certaines toxicité aluminiques vis-à-vis de plantes cultivées comme le maïs.

Beaucoup d'études ont été faites aussi sur la répartition dans le profil des oligoéléments tels que Cu, Zn, Mo, Pb, U, etc. Delecour (1968), par exemple, a mis en évidence une accumulation bio-cyclique de ces éléments dans les horizons humifères de sols bruns acides des Ardennes. D'autres auteurs (Bruckert *et al.*, 1979), dans des sols podzoliques, ont constaté qu'il y avait une redistribution du plomb par exemple, au niveau des horizons spodiques $B_h - B_s$.

Ces quelques exemples montrent l'importance des cycles biogéochimiques dans le fonctionnement des écosystèmes naturels. L'intervention de l'homme par les prélèvements qu'il opère à divers niveaux de ces cycles perturbe son fonctionnement jusqu'à remettre en cause, bien souvent d'une façon irréversible, l'équilibre naturel.

IV. EVOLUTION DE L'AZOTE DES LITIERES

Les litières qui tombent sur le sol contiennent, nous l'avons vu, des quantités non négligeables d'azote (de 0,2 à 2 %) et assurent des retombées annuelles qui se situent autour de 40 à 80 kg d'azote/ha dans les forêts de climat tempéré frais. Cet azote entre dans la constitution d'acides aminés (provenant des protéines et des peptides contenus dans les cellules végétales), de sucres aminés, mais aussi de produits dans lesquels il est sous forme hétérocyclique; c'est le cas des produits de transformation de la chlorophylle, des porphyrines, des bases puriques et pyrimidiques issues des acides nucléiques, ou bien encore des vitamines B_1 et B_6 par exemple. Certains de ces produits ont une origine bien spécifique (par exemple la chitine, hexosamine qui provient des carapaces des arthropodes ou des parois des champignons, ou bien acides diamino-pimélique, acétyl muramique et acides D-aminés qui entrent dans la composition des parois bactériennes). Ces produits azotés peuvent subir des transformations très rapides (désamination des acides aminés et des protéines) ou peuvent rester très stables (azote hétérocyclique ou protéines entrées dans des complexes avec les polyphénols, soit dans la cellule même au moment de la sénescence en donnant des produits bruns, soit au niveau de la litière (Handley, 1961).

Pour suivre l'évolution de l'azote des litières, nous distinguerons avec Bremner (1965) les deux principales formes de l'azote dans les litières et dans les sols, à savoir l'azote minéral (nitrique et ammoniacal) et l'N organique. Le premier ne représente que quelques pour-cent de l'azote total, le second, constitué de produits souvent complexes et dont on ne connaît que quelques « briques » élémentaires obtenues par hydrolyse, en représente 90 à 95 %.

A. ETUDE DE L'AZOTE MINERAL DES LITIERES

1. Les processus biologiques de formation

— *L'ammonification*

Les protéines d'origine végétale sont clivées par les enzymes extracellulaires des microorganismes de la litière en acides aminés libres et en peptides qui peuvent subir par la suite une désamination microbienne avec production de NH_3. Les acides nucléiques (ARN et ADN) peuvent aussi être fractionnés à la suite de réactions enzymatiques avec libération de bases puriques et pyrimidiques qui (Durand, 1966) sont dégradées en ammoniaque, acides aminés, acides organiques et urée. Une partie de l'azote ammoniacal ainsi formé peut être transformée en nitrate; une autre partie peut être immobilisée par la microflore ou absorbée par les racines des plantes supérieures, ou être fixée par la matière organique (Bruge et Broadbent, 1961; Nommik, 1970) ainsi que par les minéraux argileux; une partie enfin peut être perdue par volatilisation sous forme d'ammoniac (il s'agit d'une fraction toujours faible en milieu aéré acide).

— *La nitrification*

La nitrification correspond à une oxydation par certains microorganismes hétérotrophes ou autotrophes de l'azote ammoniacal qui se fait en deux temps :

- Nitritation : $NH_4^+ + 3/2\ O_2 \rightarrow NO_2^- + 2H^+ + H_2O$ (sous l'action de bactéries nitreuses comme *Nitrosomas*)
- nitratation : $NO_2^- + 1/2\ O_2 \rightarrow NO_3^-$ (sous l'action de bactéries nitriques comme *Nitrobacter*).

Les nitrates ainsi formés peuvent être entraînés par lessivage en profondeur, ils peuvent être absorbés par les racines des plantes, ou enfin subir une dénitrification biologique ou chimique aboutissant à la formation de composés réduits et à la libération de N_2O ou N_2 (phénomène de faible intensité en milieu aéré). Ils peuvent aussi être ramenés à l'état d'ammoniaque en anaérobiose (respiration nitrique).

— *La fixation non symbiotique d'azote moléculaire*

Certains microorganismes possèdent un complexe enzymatique comportant une hydrogénase et un système nitrogénase et peuvent fixer directement l'azote moléculaire de l'air. L'importance de cette fixation d'azote dans les litières forestières est encore peu connue (Bocock, 1963; Hüser, 1965).

L'ensemble des transformations biologiques subies par les produits azotés des litières est schématisé dans la figure 6.

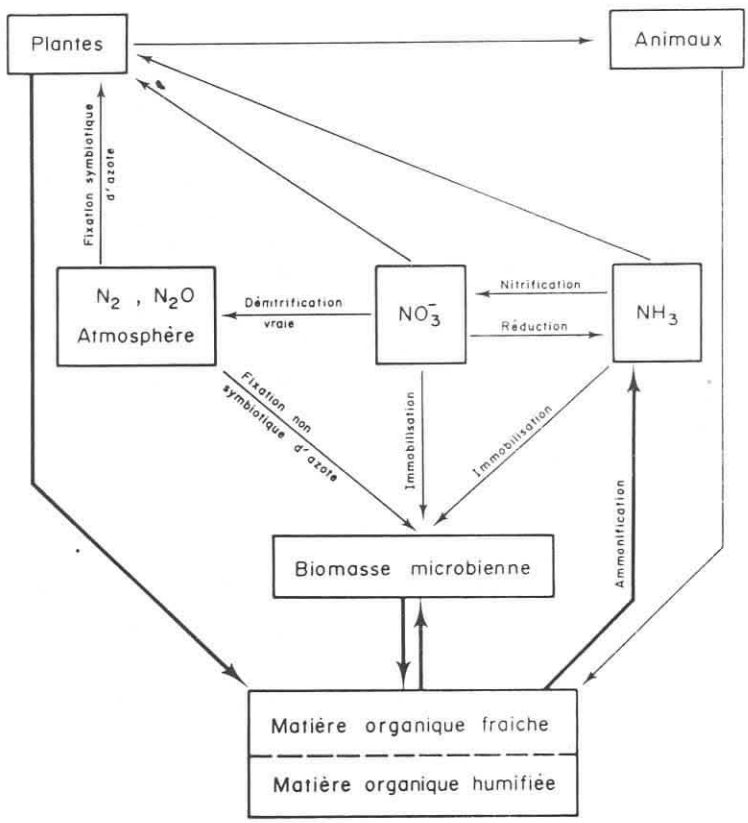


Fig. 6 — Transformations biologiques de l'azote dans le sol (d'après Dommergues et Mangenot, 1970).

2. Importance des phénomènes de minéralisation dans les litières

Les études de minéralisation de l'azote peuvent se faire au laboratoire, en conditions contrôlées (à l'étuve) ou bien sur le terrain.

— *Etude de la minéralisation de l'azote par incubation à l'étuve (minéralisation potentielle)*

Les quantités d'azote minéralisé à l'étuve pendant 6 semaines ont été considérées par Zöttl (1960) comme les quantités annuelles d'azote disponible pour les peuplements forestiers. De nombreuses incubations ont donc été faites sur les horizons minéraux des sols forestiers, mais bien peu sur les litières.

Guittet (1967) a étudié la minéralisation du carbone et de l'azote dans des couches holorganiques récoltées sous Pin sylvestre (couches L, F_1, F_2 et H). Les taux de minéralisation de l'azote qu'il a obtenus au bout de 6 semaines d'incubation à 28°C varient fortement avec le niveau des couches : très faibles dans la litière récente (où il y a une immobilisation quasi totale de $N\text{-}NH_4$ par les micro-

organismes), et élevés dans les couches les plus profondes F_2 et H où la nitrification représente 20 et 40 % de l'azote minéralisé. Par contre, Fenton (1958) et Ivarson et Sowden (1959) n'observaient pas de nitrification dans les litières de Conifères pures ou mêlées à des litières d'Angiospermes, en décomposition au laboratoire dans un podzol. Lemée (1967) trouve aussi un taux de nitrification beaucoup moindre lorsqu'il met à incuber à l'étuve à 28° C l'horizon H d'un mor de la forêt de Fontainebleau (taux de minéralisation de 2,7 % avec 4 % de l'azote minéralisé sous forme de NO_3^-). Van Praag (1971) incubant à 18°C pendant 6 semaines des litières provenant de hêtraies belges, trouve lui aussi de grandes différences dans les taux de minéralisation de l'azote entre les différentes couches holorganiques; pratiquement nul dans les litières L, le taux de minéralisation est variable dans l'horizon F_1 (de 1 à 5 %) et fort en F_2 (3 à 4 %, dont moins de 10 % sont dus aux nitrates). Le taux de minéralisation varie avec la période de prélèvement (Lemée, 1967), la nitrification en particulier pouvant être en partie inhibée par des substances phénoliques dont la concentration dans le milieu varie avec la saison (Bocquel *et al.*, 1970; Van Praag, 1971).

– *Etude de la minéralisation de l'azote in situ (minéralisation actuelle)*

Différentes méthodes ont été proposées pour empêcher le lessivage des nitrates au cours des incubations sur le terrain (sacs en polyéthylène d'Eno, 1960; boîtes retournées de Lemée, 1967). Lemée (1967) en France, Van Praag (1971) en Belgique et Runge (1974) en Allemagne, ont pu ainsi mettre en évidence d'importantes variations saisonnières des taux de minéralisation de l'azote dans les litières de Hêtre avec une forte production d'azote minéral en été et en automne, et une production faible en hiver (du fait de la diminution de l'activité de la microflore et aussi des processus de réorganisation de l'azote minéral). Lemée (1967), Janel (1978), Birch (1959) et Agarwal *et al.* (1971) ont montré que les alternances de sécheresse et d'humidité stimulaient les phénomènes de minéralisation de l'azote et du carbone.

Quant au taux annuel de minéralisation de l'azote sous forêt obtenu par incubation *in situ,* Van Praag et Weissen (1977) et Froment (1977) l'ont mesuré dans deux forêts de Belgique :

- pour l'horizon F d'un moder de hêtraie en 1972, il est égal à 4,3 % (avec un taux de nitrification de 30 %),
- pour les horizons F et H d'un dysmoder sous pessière en 1973, il atteint respectivement 6,0 % (avec un taux de nitrification de 6 %) et 4,1 % (avec un taux de nitrification de 9 %).

Ces résultats, dont les chiffres restent du même ordre de grandeur que ceux obtenus par incubation pendant 6 semaines à 18°C (Van Praag, 1971) soulignent le rôle du matériel végétal et du pédoclimat dans les phénomènes de minéralisation de l'azote et en particulier de nitrification au niveau des litières.

Au cours de l'humification, le C/N des litières baisse, passant par exemple de 50 pour les litières fraîches de Hêtre, à 20 pour les litières les plus anciennes. Les taux de minéralisation nette du carbone et de l'azote ont donc des valeurs différentes, et comme seuls CO_2 et les ions NO_3^- sont évacués hors des horizons holorganiques, il apparaît que dans les litières, le taux de minéralisation du carbone est plus élevé que le taux de nitratation.

La minéralisation de l'azote des litières, bien qu'elle ne porte que sur une fraction minime de l'azote total (moins de 10 %) a des conséquences importantes sur la production forestière, sur la répartition des végétaux, sur l'humification et la pédogénèse des stations.

B. ETUDE DE L'AZOTE ORGANIQUE DES LITIERES

Cette fraction représente plus de 90 % de l'azote total des litières. Sa composition est très complexe et comprend aussi bien des protéines que des produits azotés hétérocycliques. L'hydrolyse acide donne des renseignements sur la nature des produits élémentaires qui entrent dans la constitution de cet azote organique. C'est l'hydrolyse avec HCl 6N à chaud qui est la plus généralement utilisée. On peut ainsi distinguer dans les hydrolysats (Bremner, 1965; Decau, 1968) :

- l'azote aminé qui provient des protéines, des peptides, des amides, des amines et des acides aminés,
- l'azote ammoniacal qui provient des sels d'ammonium, d'une partie des amino-acides et des amides (désamination), des osamines et probablement des complexes lignine-ammoniaque analogues à ceux décrits par Mattson et Koutler-Anderson (1943),
- l'azote des amino-sucres provenant des amino-polysaccharides,
- et enfin, l'azote combiné (ou azote hydrolysable non identifié : HUN de Greenfield, 1972) provenant des complexes azotés polycondensés (tanins protéines d'Handley, 1961; mélanines, complexes lignine-protéines de Waksman et Iyer, 1932).

La presque totalité des litières (généralement plus de 90 %) est hydrolysable dans ces conditions. Van Praag (1971) et Lowe (1973) ont obtenu dans les hydrolysats de litières, environ 50 % d'acides aminés, 2 à 5 % d'hexosamines (le taux d'hexosamines augmentant avec l'âge de la litière), 10 à 15 % d'ammoniaque et 10 à 20 % d'azote de nature inconnue. Janel (1978), après hydrolyse des diverses couches de litière d'une hêtraie sur sol brun acide (L_1, litière de moins d'un an; L_2, litière de 1 à 2 ans; L_3, litière de plus de 2 ans), a obtenu au mois de juin, la répartition suivante (cf. fig. 7) :

	Acides aminés	Sucres aminés	NH_4	N_2 hydrolysable non identifié	N_2 non hydrolysable
L_1	54,9	1,2	9,8	26,8	7,3
L_2	56,2	2,6	6,3	24,6	10,5
L_3	53,2	4,2	8,5	27,7	5,9

mais cet auteur, après avoir fait des prélèvements saisonniers, a montré (cf. fig. 8, les quantités d'azote étant exprimées en kg/ha) qu'il y avait entre les saisons (par exemple entre janvier et juin, ou entre septembre et janvier) d'intenses réorganisations de l'azote simultanément dans les trois couches de litière. Cette réorganisation qui est d'origine biologique (Min Sreng, 1977) correspond à l'existence d'une biodégradabilité des litières plus ou moins grande selon les saisons.

Toute ces transformations de l'azote (azote minéral et azote organique) jouent un rôle important vis-à-vis de l'humification et de la pédogénèse, et

par là même, vis-à-vis de la production forestière. Rappelons que déjà en 1961 Wittich a défini, en fonction de la teneur globale en azote des feuilles, et plus spécialement du rapport C/N, la notion d'espèces « améliorantes » à C/N bas (inférieur à 40) comme l'Aune, le Charme, le Frêne, le Robinier, l'Orme, ainsi que la plupart des graminées et des légumineuses sous lesquels l'humification aboutissant à la formation d'un mull est rapide, et d'espèces « acidifiantes », à C/N élevé comme la Callune et la plupart des résineux sous lesquels l'humification est lente ou inexistante et aboutit à la formation d'un moder ou d'un mor.

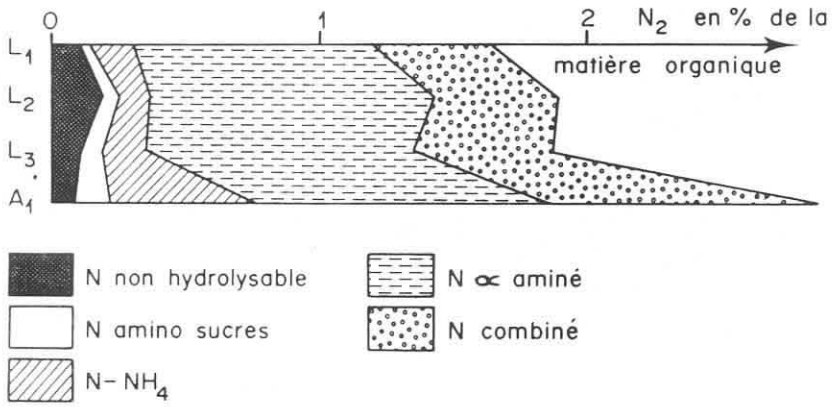


Fig. 7 — Répartition des différentes formes de l'azote hydrolysé dans les litières d'un sol brun acide à mull, au mois de juin (d'après Janel, 1977).

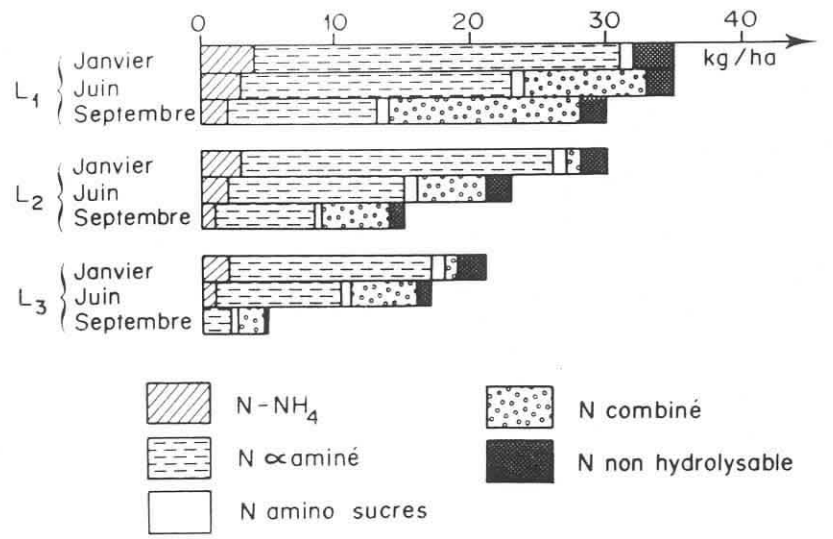


Fig. 8 — Répartition saisonnière des principales formes de l'azote dans les litières d'un sol brun acide à mull (en kg/ha) (d'après Janel, 1977).

V. LA DECOMPOSITION DES LITIERES

Le devenir des cations, du P et de l'N, a déja été évoqué, et nous nous intéresserons ici aux variations dans le temps de la masse de litière et au cycle du C qui en est l'élément le plus important en poids.

Les produits finals de transformation de la litière sont d'une part le CO_2 produit au cours de processus de respiration et de fermentation, et d'autre part une matière organique résiduelle finalement incorporée au sol dont elle constitue l'humus, au sens large (voir dernier chapitre de ce livre). Minéralisation et humification sont sous la dépendance de l'activité biologique qui à son tour est modulée par un grand nombre de facteurs internes et externes réagissant les uns sur les autres suivant un schéma classique pour tous les système de ce type (fig. 9). La masse et la qualité des apports sont sous la dépendance des facteurs du climat et du sol. La composition de l'édaphon (faune + microflore) est sous la dépendance des apports et des facteurs abiotiques. Le partage du C entre les deux voies de la minéralisation et de l'humification est sous la dépendance des facteurs situés en amont (litière + édaphon) et modulé par les facteurs abiotiques du climat et du sol qui, en outre, exercent un effet direct sur les caractéristiques de l'humus.

Enfin, l'édaphon est une cénose complexe dont tous les participants réagissent les uns sur les autres par des interactions extrêmement diverses, les unes favorisantes, les autres antagonistes : symbiose, commensalisme, compétition, parasitisme.

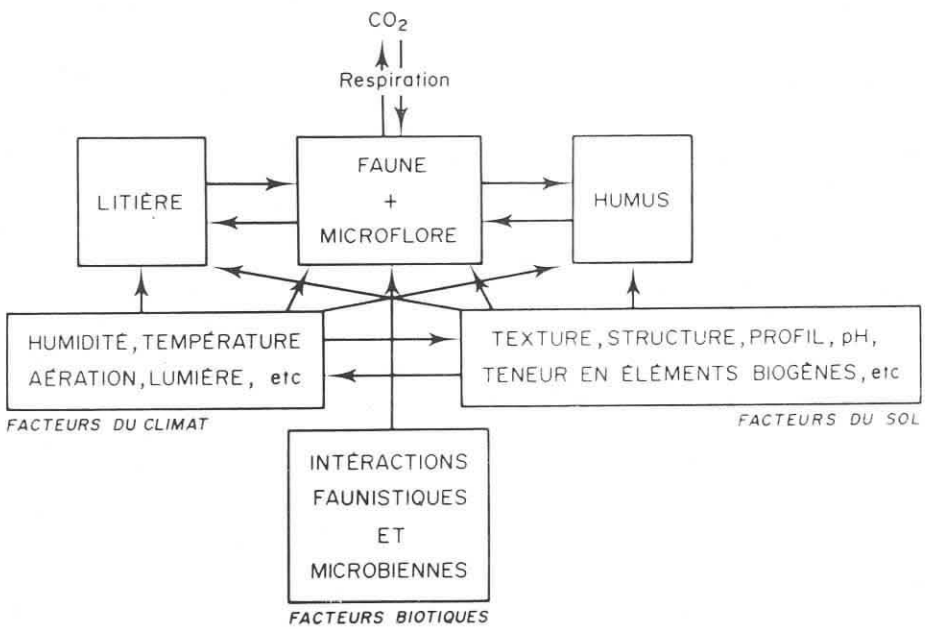


Fig. 9 — Interactions des facteurs biotiques et abiotiques dans les litières en décomposition.

La résultante de ces effets multiples s'exprime par une certaine vitesse de disparition de la litière et l'accumulation d'un certain type d'humus, le CO_2 étant dispersé dans l'atmosphère.

La disparition de la litière est souvent un phénomène progressif s'étalant sur plusieurs années. Des modifications morphologiques peuvent alors être observées, qui permettent de reconnaître dans la litière des couches inégalement décomposées.

Hesselmann, en 1926, a le premier proposé de subdiviser la litière en trois couches : L (couches de feuilles entières), F (couches de feuilles fragmentées) et H (couches de matière organique fine, constituées de boulettes fécales). Babel (1971) a divisé ces couches en sous-couches L_m et L_v, F_r et F_m, H_r et H_f. Toutain (1974) a distingué dans la litière des couches d'âges différents : L_1 sous-couche de feuilles de moins d'un an, L_2 sous-couche de feuilles entières âgées de plus d'un an et de moins de 2 ans, L_3, sous-couche de feuilles plus ou moins fragmentées âgées de plus de 2 ans. Dans cet exposé, nous parlerons des couches L, F et H qui présentent des morphologies différentes et exceptionnellement des couches L_1, L_2 et L_3 qui ont des âges différents.

A. METHODES D'ETUDE

On en parlera très brièvement, renvoyant le lecteur à l'excellente discussion de Lousier et Parkinson (1976) ou au travail de Singh et Gupta (1977). On peut se faire une idée approchée de la disparition des litières par le simple examen de celles-ci ou la pesée des différentes couches recueillies sur une unité de surface à différentes périodes de l'année. C'est la méthode la plus immédiate, la plus simple, mais elle est soumise à des variations incontrôlées comme les interventions des oiseaux, des mammifères ou du vent, et elle ne reflète pas suffisamment la marche de la décomposition.

Pour obtenir des résultats plus précis, on peut fixer la litière sur le sol à l'aide d'un filet ou « baguer » un certain nombre de feuilles au moment de leur chute. Mais des transports accidentels sont possibles, les feuilles se brisent et leurs fragments ne peuvent plus être reconnus. Aussi de nombreux auteurs recourent-ils à la méthode des sachets. Un poids connu de la litière est enfermé dans une pochette de tissu que l'on coud ensuite et qu'on introduit dans la litière. L'emploi de filets à cheveux (mailles de 1 cm) (« hair nets » de Bocock *et al.*, 1960) permet l'intervention même d'animaux relativement grands comme les lombrics. Des tissus à mailles de quelques millimètres sélectionnent la mésofaune en excluant les grands vers, alors que des mailles de 100 μm au moins ne permettent l'entrée que des microorganismes, des nématodes aux bactéries.

On a espéré être ainsi en mesure de distinguer les effets des différentes fractions de l'édaphon; mais l'action d'une cénose n'est pas la somme des actions individuelles, c'en est la résultante. De plus, l'emploi des sachets, même à larges mailles, crée des conditions artificielles et modifie la vitesse de décomposition des litières. La nature du tissu est aussi à considérer : il doit être inaltérable mais assez souple pour que le sachet s'incorpore intimement à la litière. Sous les tropiques, même des sachets en plastique sont perforés par les termites, et l'on a utilisé alors des toiles d'acier inoxydable dont la rigidité limite les possibilités d'utilisation.

Les résultats peuvent être évalués simplement par les pertes de poids ou de carbone ou de pouvoir calorique en fonction du temps. C'est la seule méthode indiscutable — jusqu'à un certain point : voir plus loin — mais elle n'est pas très satisfaisante pour l'esprit et permet difficilement les comparaisons et l'analyse des facteurs. On a donc cherché des expressions mathématiques plus faciles à traiter. Les modèles classiques ont été proposés par Jenny *et al.* (1949) et par Olson (1963). Ils reposent sur l'hypothèse que la disparition de la litière est un phénomène exponentiel, comme par exemple la croissance d'une culture continue de bactéries. Les résultats sont alors représentés par k, valeur constante égale à la vitesse instantanée de décomposition, tirée de l'expression.

$$\frac{X}{X_0} = e^{-kt}$$

où X est la masse de litière à l'instant t, X_0 la masse de litière au temps 0 et e la base des logarithmes naturels.

On peut en tirer des indications comme le temps théorique nécessaire à la disparition de la moitié de la litière ($t_{0,50}$) ou de 95 % de celle-ci ($t_{0,95}$).

Malheureusement, ce modèle n'est satisfaisant qu'au début de la décomposition. Si l'on s'adresse à des temps assez longs, les valeurs calculées ne correspondent plus aux observations.

Poursuivons la comparaison ébauchée ci-dessus; la vitesse de croissance d'une culture continue de plusieurs espèces bactériennes en mélange n'est pas constante parce que la population varie au cours du temps par suite de la sélection des espèces par le milieu utilisé. De même, les litières hébergent des populations mixtes et en plus, ce ne sont pas des substances pures et leur composition varie dans le temps. Minderman (1968) pensait que la vitesse de décomposition totale devait être calculée à partir des vitesses de décomposition des différents constituants. On a vu plus haut que ces vitesses élémentaires étaient difficilement calculables, par suite de transferts de matière d'une catégorie à l'autre, au cours de la décomposition. Une approche plus simple a été proposée par Bunnel et Tait (1974) qui distinguent seulement deux fractions : la fraction facilement lessivable, éliminée par des processus physiques ou des attaques biologiques rapides (r_1) et la fraction résistante (r_2).

Néanmoins, il reste que l'expression mathématique de phénomènes aussi complexes est difficile et que son intérêt est donc limité (Delecour *et al.*, 1967).

B. LES ETAPES DE LA DECOMPOSITION

Comme on l'a vu plus haut — mais il n'est pas inutile de le souligner encore — la décomposition débute avant la chute des organes végétaux sur le sol. Il arrive même que ceux-ci aient perdu une fraction importante de leur poids, jusqu'à 50 % dans le cas des rameaux. Les aiguilles de Pin, au moment de leur chute, peuvent être réduites à un réseau de cires et de tissus lignifiés (Millar, 1974).

Sur le sol, ces organes se trouvent mélangés aux débris des strates herbacée et muscinale. L'expérience montre (Edwards, 1974) qu'ils sont soumis alors à une première phase de colonisation par les microorganismes et de lessivage des subs-

tances solubles, en particulier des polyphénols. Ceci aurait pour effet de les rendre consommables par les animaux : plus la litière fraîche est riche en composés aromatiques, plus ce stade initial est long. Rappelons par exemple que les feuilles de Chêne sont négligées par les lombrics, au moins jusqu'en avril, alors que, en février, celles d'Aune ou de Frêne ont en grande partie disparu (Bocock, 1964).

Il faut ajouter que la composition chimique de la litière influe sur la nature des microorganismes qui la colonisent et que l'effet sélectif des tanins est connu. Ces derniers interviennent donc, non seulement par leurs effets inhibiteurs, mais aussi en contribuant à déterminer les populations microbiennes de la litière. Or, certains animaux n'utilisent apparemment pas le matériel végétal, mais les microorganismes qu'il renferme. C'est le cas des Enchytréides et très probablement des Collemboles.

On a souligné aussi à diverses reprises, que les feuilles riches en N étaient plus rapidement attaquées par les animaux et que, au cours du temps, le taux d'azote pouvait s'élever (Gilbert et Bocock, 1960).

Quoi qu'il en soit, après cette première phase, brève ou longue, la litière est attaquée par la faune. Le rôle des animaux sera développé dans le troisième chapitre, mais pour pouvoir discuter utilement de la vitesse de décomposition des litières, il faut se rappeler que leur comportement relève de deux types principaux.

La plupart d'entre eux assurent une fragmentation partielle de la litière et transforment leurs prélèvements en pelotes fécales qui s'accumulent sur place avant de rejoindre, plus ou moins transformées, les horizons humifères. Certains animaux fragmentent aussi la litière, mais surtout l'exportent dans leurs nids (termites) ou dans le sol (lombrics).

Leur action se traduit donc par une disparition de la litière qui peut être très rapide, mais qui ne reflète pas les processus essentiels de minéralisation et d'humification. Ils interviennent pour une faible part dans le recyclage des éléments.

Il fallait souligner ceci pour que la signification réelle du mot décomposition des litières soit précisée : c'est pour une part une véritable dégradation, et pour une part une simple disparition. Cependant, le matériel fragmenté et mêlé au sol est plus rapidement décomposé que la litière à la surface du sol (Wittich, 1939), mais on sait peu de choses sur les mécanismes de cette sorte de décomposition secondaire. On en connaît peut-être encore moins du devenir des pelotes fécales et du rôle humificateur de la faune.

Une fraction plus ou moins importante de la litière échappe d'autre part aux consommateurs ou n'est atteinte par ceux-ci qu'après avoir subi des transformations profondes. Sa dégradation est beaucoup plus lente qu'au cours de la phase initiale de lessivage, mais on a vu qu'elle pouvait s'accélérer brusquement sous l'action des agents de pourriture blanche. Le phénomène s'accompagne de la production d'une grande quantité de substances hydrosolubles (Saito, 1960) soumises à une nouvelle phase de lessivage.

C. VITESSE DE DECOMPOSITION

Pour reprendre l'idée de Minderman (1968), on peut essayer de connaître la vitesse de décomposition des différentes fractions. Le tableau XVII fournit quelques chiffres : ils illustrent la difficulté de mesurer les variations de fractions entre lesquelles des transferts de substances interviennent constamment : la cellulose vraie du matériel frais est hydrolysée et alimente les synthèses microbiennes, de sorte qu'on pourra retrouver le C de la cellulose dans les fractions hydrosolubles à chaud ou à froid, ou même dans la lignine, puisque les champignons synthétisent des produits non hydrolysables par la méthode de Klason (cf. par exemple Pinck et Allison, 1944).

Pourtant, à l'exception de certains résultats étonnants, les chiffres rapportés ici illustrent bien les indications généralement admises : disparition rapide de

TABLEAU XVII

Variations de la teneur en différentes fractions dans les litières décomposées in situ (Wittich, 1939; Mikola, 1955)

	Hydrosoluble à froid	Hydrosoluble à chaud	Hémicellulose	Cellulose	« Lignine »	« Lignine » nette
Pinus						
1 an (2)	–	– 60	–	– 61	+ 9	–
2 ans (2)	–	– 68	–	– 78	– 11	–
2 ans (1)	– 61	– 33	– 65	+ 12	– 16	48 %
	– 70	– 55	– 18	– 47	– 5	–
Picea						
2 ans (1)	– 59	– 22	– 72	– 30	+ 2	47 %
2 ans (2)	–	– 35	–	– 70	– 17	–
Pseudotsuga						
2 ans (1)	– 71	– 30	– 72	– 11	– 13	38 %
Larix						
2 ans (1)	– 59	– 21	– 17	+ 6	– 33	23 %
Betula						
1 an (2)	–	– 55	–	– 47	– 28	
2 ans (2)		– 64	–	– 77	– 37	
Sorbus						
2 ans (2)		– 76	–	– 94	– 31	

(1) Selon Wittich : la lignine est dosée par la méthode de Klason. La lignine nette est obtenue en déduisant du chiffre ci-dessus, les substances humiques insolubles dans le bromure d'acétyle. Elle est exprimée en % de la « lignine ».

(2) Selon Mikola : la lignine est dosée selon Holmberg.

Les chiffres sont calculés en fonction de la masse de la fraction considérée au début de l'expérience.

la fraction hydrosoluble à froid, plus lente des composés solubles à chaud ou facilement hydrolysables (peut-être par suite de néosynthèses), destruction plus rapide des polysaccharides des parois que de la lignine. Cette dernière peut même augmenter en valeur absolue, ce qui n'est pas surprenant puisqu'on comptabilise sous ce nom d'autres substances non hydrolysables ou solubles dans la soude diluée.

Si l'on se référait aux résultats d'expériences conduites *in vitro*, sur des durées plus courtes (Daubenmire et Prusso, 1963 par exemple) on observerait une accumulation constante de lignine, atteignant parfois jusqu'à 60 % de plus que dans le produit initial.

On pourrait donc penser, devant ces résultats, que la pourriture blanche est un évènement de faible portée. En fait, c'est un évènement tardif intéressant la couche de fermentation (F) et conduisant à une fonte rapide des feuilles décolorées de sorte que les analyses de litière ancienne comptabiliseraient plutôt les feuilles qui lui ont échappé. Ainsi, Saito décrivait en 1956 la litière d'une hêtraie japonaise en des termes s'appliquant fort bien à certaines hêtraies d'Europe. Sous la couche L peu altérée, car soumise à des périodes de forte dessiccation, on rencontre une couche F stratifiée avec des strates supérieures décolorées et de plus en plus altérées et une strate inférieure riche en feuilles « brun grisâtre » suivant l'expression de Saito, et qui n'ont jamais été atteintes par la pourriture blanche comme le montre la figure 10. Les deux évolutions divergentes s'y dessinent clairement et confirment au niveau de la litière la stratification que nous avions observée dans les sciures (voir § II. D ci-dessus). Les résultats du tableau XVI expriment sans doute la résultante au niveau de la litière globale, les deux types de dégradation fonctionnant parallèlement, mais dont le premier (pourriture blanche) est beaucoup plus efficace et laisse donc moins de traces. L'observation dans la nature montre que, en général — c'est-à-dire avec des exceptions remarquables — la pourriture blanche est peu visible dans les litières de conifères et se rencontre plutôt dans les forêts caducifoliées. C'est un point qu'il faudrait préciser et essayer d'expliquer, mais il est bon de rappeler que le bois des Conifères est aussi moins sujet aux véritables pourritures blanches que celui des Angiospermes. On serait tenté de rapprocher ces remarques du fait que, dans le tableau XVII, les litières de Bouleau et de Sorbier perdent plus de lignine, que celles des « résineux ».

La pourriture blanche aboutit à démasquer la cellulose; l'action des enzymes de décoloration ne paraît pas libérer de polyphénols, du moins au stade où en sont arrivées nos recherches actuelles (non publiées) et l'on peut facilement concevoir que le matériel ainsi altéré est beaucoup plus disponible aux microorganismes cellulolytiques et beaucoup plus digestible. Il faut se souvenir que dans les meules des termites champignonnistes, des Hyménomycètes de pourriture blanche prédigèrent les débris frais. Mais il faut tempérer ces propos : il y a des pourritures blanches répulsives pour certains animaux; les lombrics semblent ingérer surtout des feuilles qui n'ont pas été décolorées. Contrairement aux affirmations de Saito (1966), la faune dans son ensemble n'attaque pas seulement les feuilles décolorées.

On imagine la complexité et la diversité des micro-écosystèmes fonctionnant dans la litière, et on comprend mieux que ce monde trop longtemps négligé nous soit encore très largement inconnu.

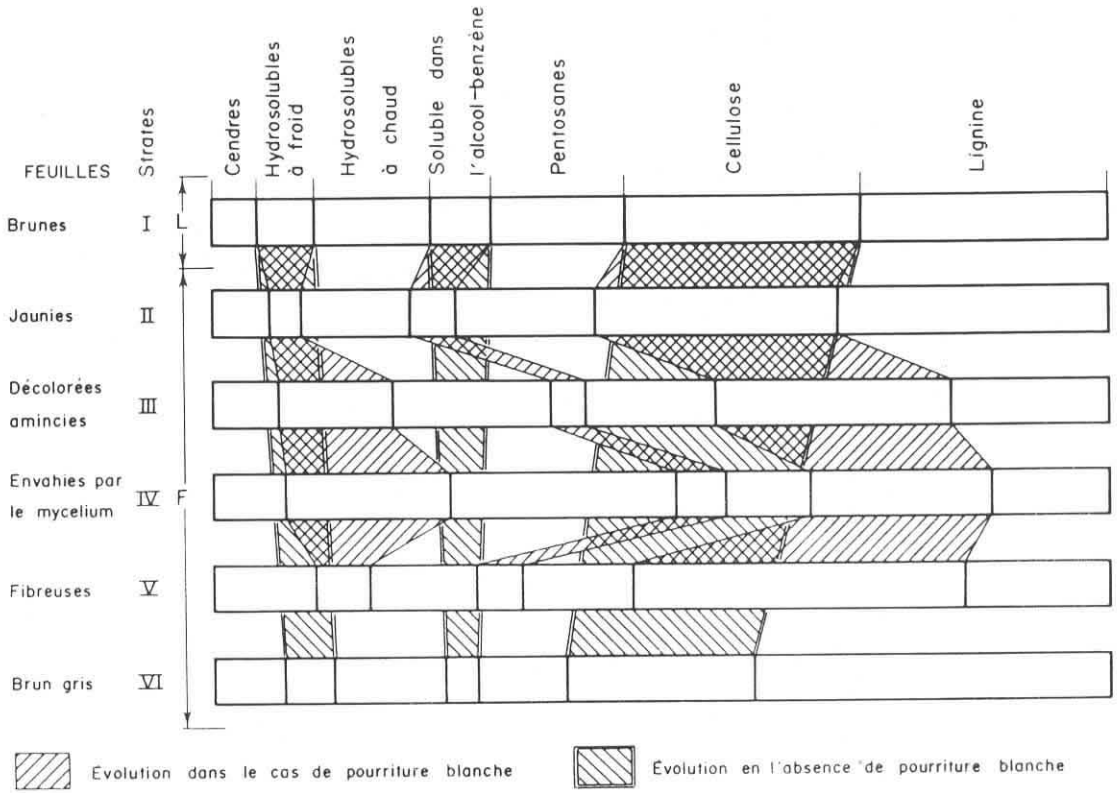


Fig. 10 — Composition chimique des différentes strates d'une litière de Hêtre selon Saito (1957). Les résultats sont exprimés en % du total des fractions dosées par l'auteur.

Deux évolutions divergentes sont visibles : l'une des strates I à V correspond à une pourriture blanche. La strate VI se rattache directement à la strate I et ne comporte pas de décoloration.

Nous venons d'envisager la décomposition des fractions de la litière. Le plus souvent, l'écologiste ne s'embarrasse pas de ces « détails » et se contente de mesurer des pertes de poids ou de calculer des « durées de vie ».

Nous entrons donc ici dans un domaine beaucoup plus classique et sur lequel nous ne nous appesantirons pas.

Lousier et Parkinson (1976) ont utilisé quelques publications récentes pour calculer la vitesse de décomposition k et le demi-temps de vie $t_{0,50}$ de litières d'Angiospermes. Les valeurs de k varient de 0,113 à 1,152 dans le cas le plus favorable, ce qui correspond à des $t_{0,50}$ de 6 ans à 7 mois. Singh et Gupta (1977) citent des chiffres encore plus variés. Mais les données pour les litières d'une même espèce, dans une même région, présentent aussi une variabilité considérable reflétant l'influence de facteurs stationnels dont l'effet peut être direct, c'est-à-dire s'exerçant sur les agents de décomposition, au sens le plus large du mot agent : lessivage, faune, microflore.

Cet effet peut aussi être indirect, en ce sens que la station est capable, comme on l'a vu plus haut, de modifier la composition de la matière première, c'est-à-dire de la litière, qui à son tour modifiera les agents de décomposition.

L'effet direct de la station s'exprime dans une variation de la vitesse de décomposition d'une même litière, exposée dans des sites différents. Ainsi, selon Witkamp et Olson (1963), la demi-durée de vie ($t_{0,50}$) de la litière de *Quercus alba* est de 503 jours dans une pinède et de 360 jours dans une chênaie.

On évoquera aussi les travaux classiques des Gallois (Bocock, 1964) montrant que, en règle générale, les litières de feuillus se décomposent plus vite dans les sites à mull que dans ceux à moder, en moyenne une fois et demie plus vite avec les valeurs extrêmes allant d'un ralentissement d'un quart à une accélération de deux fois et demie.

Pour le Hêtre, Toutain et Duchaufour (1970) parlent de durées de vie estimées allant de 1 an et demi sur mull à 2 à 3 ans sur moder et 5 ans sur mor, et Toutain (1974) avance même le chiffre de 10 ans. Sous les tropiques, les différences stationnelles existent également : en Basse Côte d'Ivoire, Bernhard-Reversat (1972) estime qu'une même litière mélangée disparaît entièrement en 40 semaines dans une forêt de plateau, et en 20-24 semaines dans un thalweg voisin.

Pour l'influence de l'espèce, des données très variables se rencontrent dans la littérature. Selon Witkamp (1966), la moyenne des vitesses de décomposition dans toutes les stations étudiées, s'échelonne de 90 % an^{-1} pour *Morus rubra*, à 70 % pour *Cercis*, 55 % pour *Quercus alba* et 40 % pour *Pinus taeda*. Selon Mikola (1955), dans quatre stations semblables, la moyenne des pertes de poids de 5 litières est résumée dans le tableau XVIII.

Les moyennes des données de Lossaint (1959), obtenues sur des stations à mull acide et à humus brut, de pH 4,4 - 4,0, y figurent également; les chiffres sont bien entendu un peu plus élevés dans la station à mull, mais le classement des espèces est le même. Mais pour Bocock *et al.* (1960), le Chêne disparaît à vitesse égale dans les sites à mull et à moder, alors que des différences importantes se manifestent dans le cas du Frêne.

C'est donc l'ensemble des facteurs liés à la quantité et à la qualité des apports d'une part, aux caractères de la station d'autre part, qui détermine la

TABLEAU XVIII

Pertes de poids des litières (en % de la litière initiale)

	1 hiver	1 an	2 ans
Pinus sylvestris (1) (2)	15 - 14	25 - 29	56 - 43
Picea abies (1)	7	14	33
Betula (1)	20	31	47
Populus tremula (1)	26	38	51
Vaccinium myrtillus (1)	23	40	62
Fagus sylvatica (2)	7	11	16,5
Quercus pedonculata (2)	10	25	32
Alnus incana (2)	25	43	49
Carpinus betulus (2)	24	44	56

(1) Selon Mikola (1955) sur 4 stations à *Oxalis, Myrtillus* en Finlande.
(2) Selon Lossaint (1959) sur 3 stations (pH 4,0-4,4) en Alsace.

vitesse de décomposition des litières. On verra au dernier chapitre de ce livre que les mêmes facteurs interviennent dans la distribution du C organique entre les voies de la minéralisation et de l'humification.

L'effet des facteurs de la litière a tendance à s'atténuer avec le temps au profit des facteurs stationnels (Witkamp, 1966). C'est peut-être le résultat d'une certaine uniformisation due à l'élimination des fractions solubles. Mais on peut imaginer que la végétation continue d'exercer une certaine pression sur le devenir de la litière par l'intermédiaire des substances solubles libérées à partir du feuillage pendant la période de végétation, et à partir de la litière fraîche en automne et en hiver. Ces substances percolent à travers les strates âgées en leur ajoutant des facteurs probiotiques et antibiotiques sélectifs.

Les données disponibles aujourd'hui sont assez nombreuses pour que l'on puisse admettre un certain classement des litières. Les plus labiles sont, dans l'ensemble, celles d'Angiospermes, les moins labiles celles de Gymnospermes, mais avec des exceptions, d'autant plus notables qu'elles concernent des espèces importantes comme le Hêtre et, à un moindre degré, le Chêne et le Châtaignier.

Par exemple, dans une plantation âgée d'Epicéas (Mikola, 1955), les taux de décomposition des litières de résineux pendant la première année varient de 15 à 30 %, avec un minimum pour le Mélèze (11 %), alors que pour les feuillus, les chiffres vont de 37 % (Bouleau) à 55 % (Sorbier). En 10 mois, les litières de Bouleau et d'Erable perdent 41 % de leur poids, le Peuplier 35 % et le Hêtre 30 % au Canada (Coldwell et Delong, 1950). En France, Toutain (1974) a observé, sous Hêtre, des pertes au bout d'un an, de 45 % sur une station à mull acide, de 35 % sur une station podzolique, et Selmi (1975) de 20 % seulement en milieu calcaire.

Si on examine les vitesses journalières calculées par Singh et Gupta (1977), on voit qu'elles varient de 0,016 à 0,19 pour les Chênes, de 0,04 à 0,51 pour les

Hêtres et de 0,003 à 0,12 pour divers Pins. Une telle variabilité montre que l'effet espèce, bien que certain, est fortement modulé par d'autres facteurs.

On s'est demandé, depuis longtemps, quels caractères de la litière jouaient un rôle discriminant, et l'on a invoqué, comme nous l'avons dit, la richesse en éléments inorganiques ou en substances hydrosolubles, ou en N (ou le rapport C/N). D'autres ont attribué la labilité des litières à leur aptitude au lessivage (cf. par exemple Broadfoot et Pierre, 1939; Lossaint, 1959; Kucera, 1959, et bien d'autres).

On a parlé aussi parfois de teneur en lignine. Pour confirmer ces points de vue, on a calculé des coefficients de corrélation — mais ceux-ci montrent que deux phénomènes sont liés sans prouver qu'il y ait entre eux une relation de cause à effet. Ou bien on a étudié l'effet d'apports de P, de Ca, d'N, souvent *in vitro,* mais parfois aussi *in situ.* Malheureusement, les résultats sont loin d'être clairs et nous ne nous étendrons pas sur des discussions sans doute utiles, mais dont les résultats ne sont au moins pas univoques.

Il est probable que chacun de ces points de vue apporte une part d'explication. Il est vrai que souvent les litières riches en N, en substances hydrosolubles, en éléments minéraux, ou pauvres en polyphénols ou en tanins, sont plus rapidement décomposées, et ceci est à rapprocher de l'importance de la faune, du fait que les biosynthèses de la microflore sont limitées par la teneur en N et des rôles des tanins.

Mais il n'y a pas là une règle absolue, et ceci prouve que d'autres facteurs sont à considérer, par exemple des facteurs anatomiques, des facteurs stationnels ou même des facteurs chimiques ayant échappé à l'analyse : les tanins et les polyphénols ne sont pas tous également toxiques. L'effet des acides aminés, et surtout de leurs mélanges, est mal connu : il y en a, comme la méthionine, qui sont toxiques pour certains microorganismes, et nécessaires à d'autres.

L'influence des facteurs du milieu n'est pas beaucoup plus claire. L'aération et l'humidité, dans la mesure où un excès d'eau conduit à l'anaérobiose, ont sans aucun doute un effet de ralentissement facile à comprendre puisqu'il repose sur le passage de la respiration aérobie à des catabolismes moins exergoniques (respiration nitrique, fermentation) de sorte que, à partir d'une même quantité de substrat, une masse moindre d'enzymes est synthétisée.

Les effets d'humidités non saturantes sont beaucoup moins compréhensibles : on a déjà vu combien les champignons de pourriture blanche étaient marqués par un excès ou une insuffisance d'eau; il est à peine besoin de rappeler que selon toute probabilité, les humidités fortes favorisent les organismes unicellulaires, les humidités modérées les formes filamenteuses.

Les températures élevées stimulent la décomposition et Shanks et Olson (1961) considèrent qu'une diminution de 1°C de la moyenne annuelle abaisse le montant des pertes de près de 2 %. Mais, *in vitro,* Daubenmire et Prusso (1963) observèrent parfois des pertes de poids plus importantes à + 10°C qu'à + 20°C.

Nous avons exposé des litières de Molinie et de Nard à 1 200 m d'altitude, sous la neige, pendant un hiver et en même temps *in vitro,* à une température constante de + 20°C; les pertes de poids en 26 semaines furent de 52 % et 35 %

à 20°C et de 16 et 22 % à 2°C. Même si l'on tient compte du lessivage, l'activité biologique est loin d'être négligeable sous la neige.

Il faudrait encore évoquer les facteurs du sol, à la fois parce que le pédoclimat influe sur le microclimat de la litière, parce que le sol peut fournir à la litière des éléments nutritifs ou toxiques, et enfin parce qu'il est un réservoir pour la faune et la microflore. On se contentera d'un exemple pour illustrer combien l'influence du sol est complexe : Toutain (1974) étudia deux hêtraies lorraines, situées à quelques kilomètres l'une de l'autre sur la même roche-mère et avec des topographies voisines : l'une présentait un moder et les pourritures blanches étaient rares; dans l'autre, elles étaient plus fréquentes et l'humus était un mull. La seule différence notable était la teneur en Fe un peu plus élevée dans le sol de la deuxième station. Ceci fut interprété comme suit : le Fe permet la floculation de substances humiques ou préhumiques percolant dans le sol, ce qui entraîne une amélioration structurale influant sur le drainage et l'aération du sol, et en conséquence, sur l'humidité de la litière. Il s'agit bien sûr d'une explication non démontrée expérimentalement, mais mettant en évidence ce principe essentiel : des causes très légères peuvent avoir des effets considérables. On croit souvent qu'il faut observer des différences importantes pour qu'elles aient une valeur explicative. C'est oublier que l'information physique et chimique s'exerce sur un système récepteur puissant, capable suivant les cas d'amplifier l'information, de la répercuter simplement ou même de la filtrer : il s'agit des facteurs biotiques, la faune et la microflore.

Qu'il y ait corrélation entre l'activité biologique et la vitesse de décomposition des litières tombe sous le sens de sorte que les corrélations calculées par Witkamp (1966) ont très probablement une valeur explicative. Mais l'activité biologique peut difficilement être considérée comme un facteur : elle est le récepteur sur lequel s'inscrivent les informations données par les facteurs nutritionnels et de l'environnement; elle est aussi le mécanisme traduisant ces informations en activités cataboliques et anaboliques, c'est-à-dire en modifications des facteurs eux-mêmes : en minéralisation du C, de l'N, du P organique, en inactivations de substances toxiques, en synthèses de pigments, de polysaccharides. Il faudrait encore parler d'altérations des roches, d'agrégations, etc., si nous considérions le sol et non pas seulement la litière. Les informations fournies par le milieu modifié sont traduites à leur tour, induisant de nouvelles modifications.

Le récepteur est probablement d'une extraordinaire sensibilité, répondant en quelques jours, peut-être en quelques heures, à l'information reçue. Le temps de génération des bactéries dans le sol est du même ordre que dans les cultures *in vitro,* mais nos analyses, isolées le plus souvent, ou trop espacées, ne nous fournissent que des renseignements incomplets, comme un film dont on verrait une image de temps à autre.

Devant la difficulté de connaître le film dans son entier, il y a trois attitudes : la première est d'analyser le récepteur sans aller au-delà, la seconde, de plus en plus rare, est de l'ignorer et de se contenter de voir ses effets; l'autre est de faire appel à lui, sur la base de quelques généralisations abusives, pour essayer d'expliquer l'inexplicable.

L'approfondissement de nos connaissances en biologie des litières et du sol est une nécessité, mais il ne faut pas se cacher qu'il s'agit d'une œuvre de longue

haleine. Les méthodes de mesure d'activité se multiplient et s'affinent peu à peu : les numérations trop longues et d'interprétation difficile sont complétées et relayées par les mesures d'activité respiratoire (Anderson et Domsch, 1978), les dosages d'ATP (Sparrow et Doxtader, 1973), les examens en microscopie électronique (Kilbertus et Kiffer, 1977) qui, à défaut de données quantitatives, fournissent d'irremplaçables indications sur l'activité des microorganismes.

Pourtant, même si nous disposions de méthodes parfaites et rapides, le problème n'en deviendrait pas simple. Nous sommes déjà confrontés à de graves problèmes quand il s'agit d'étudier une culture continue mixte. Ici, ce sont des cultures continues de dizaines d'espèces, dans un milieu sans cesse renouvelé, et sans cesse changeant. Il faut s'atteler à ce problème énorme et, dans un premier temps, le découper en tranches dont le chapitre suivant nous fournit des exemples. C'est ensuite seulement que la synthèse des résultats deviendra féconde.

BIBLIOGRAPHIE

AGARWAL (A.S.), SINGH (B.R.) et KANEHIRO (Y.), 1971 — Soil nitrogen and carbon mineralization as affected by drying rewetting cycles, *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **35** (1), 96-100.

ANDERSON (J.P.E.) et DOMSCH (K.H.), 1978 — A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils, *Soil Biol. Biochem.*, **10**, 215-221.

ANDERSSON (F.), 1970 — cité par JENSEN, 1974.

ANDRE (J.), GOURBIERE (F.) et BARDIN (R.), 1975 — Lichens épiphytes et microfonges liés aux aiguilles dans une sapinière du Pilat (Massif-Central), *Oecol. Plant.*, **10**, 13-23.

ATTIWILL (P.M.), 1968 — The loss of elements from decomposing litter, *Ecology*, **49**, 142-145.

AUSSENAC (G.), 1969 — Production de litière dans divers peuplements de l'Est de la France, *Oecol. Plant.*, **4** (3), 225-235.

AUSSENAC (G.), BONNEAU (M.) et LE TACON (F.), 1972 — Restitution des éléments minéraux au sol par l'intermédiaire de la litière et des précipitations dans quatre peuplements forestiers de l'Est de la France, *Oecol. Plant.*, **7**, (1), 1-21.

BABEL (U.), 1971 — Gliederung und Beschreibung des Humusprofils in mitteleuropäischen Wäldern, *Geoderma*, **5**, 297-324.

BASARABA (J.) et STARKEY (R.L.), 1966 — Effect of plant tannins on decomposition of organic substances, *Soil Science*, **101**, 17-23.

BELOUSOVA (N.I.), 1974 — Role of the migration of water soluble substances in the formation of podzolic Al, Fe humic soils, *Pochvovedeniye*, **12**, 55-69 *(Soviet Soil Sci., 6*, 694-708).

BENOIT (R.E.) et STARKEY (R.L.), 1968 — Inhibition of decomposition of cellulose and some other carbohydrates by tannin, *Soil Science*, **105**, 203-208.

BERNHARD-REVERSAT (F.), 1972 — Décomposition de la litière de feuilles en forêt ombrophile de Basse Côte-d'Ivoire, *Oecol. Plant.*, **7**, 279-300.

BIRCH (H.F.), 1959 — The effect of soil drying on humus decomposing and nitrogen availability, *Plant and Soil*, **10**, 9-31.

BISHOP (C.J.), McDONALD (R.E.), 1951 — A survey of higher plants for antibacterial substances, *Can. J. Bot.*, **29**, 260.

BLACK (W.A.P.), CORNHILL (W.J.) et WOODWARD (F.N.), 1955 — A preliminary investigation on the chemical composition of sphagnum moss and peat, *J. Appl. Chem.*, **5**, 489-492.

BOCOCK (K.L.), 1963 — Changes in the amount of nitrogen in decomposing leaf-litter of sessile oak *(Quercus petraea)*, *J. Ecol.*, **51**, 555-566.

BOCOCK (K.L.), 1964 — Changes in the amounts of dry matter, nitrogen, carbon and energy in decomposing woodland leaf litter in relation to the activities of the soil fauna, *J. Ecol.*, **52**, 273-284.

BOCOCK (K.L.), GILBERT (O.), CAPSTICK (C.K.), TWINN (D.C.), WAID (J.S.) et WOODMAN (M.J.), 1960 — Changes in leaf litter when placed on the surface of soils with contrasting humus types. I.— Losses of dry weight of oak and ash leaf litter, *J. Soil Sci.*, **11**, 1-9.

BOCQUEL (G.), BRUCKERT (S.) et SUAVIN (L.), 1970 — Inhibition de la nitrification par les extraits aqueux de litière de Hêtre *(Fagus sylvatica)*, *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **7**, (3), 357-366.

BONNEVIE-SVENDSEN (C.) et GJEM (O), 1957 — Amount and chemical composition of the litter from larch, beech, Norway spruce and Scots pine stands and its effect on the soil, *Medd. Norske. Skogsforsoksv.*, **48**, 111-174.

BORNEBUSCH (C.H.), 1937 — Lagttagelser over rodgranens naalefald, *Forstl. Forsøksv. Danm.*, **14**, 173-176.

BRAY (R.) ET GORHAM (E.), 1964 — Litter production in forests of the world, *Adv. Ecological Research*, **2**, 101-157.

BREMNER (J.M.), 1965 — Organic nitrogen in soils. *In* Bartholomew and Clark, eds., *Soil Nitrogen, American Society of Agronomy* Inc. Publish. Madison, Wisconsin, U.S.A., 93-132.

BRIAN (P.W.), 1951 - Antibiotics produced by fungi, *Bot. Rev.*, **17**, 357-430.

BROADFOOT (W.M.) et PIERRE (W.H.), 1939 — Cités par JENSEN, 1974.

BRUCKERT (S.), 1970 — Influence des composés organiques solubles sur la pédogenèse en milieu acide. I.— Etude de Terrain, *Ann. Agron.*, **21**, 421-452.

BRUCKERT (S.), CACHAU (F.), CAPDECOMME (H.), et GUILLET (B.), 1979 — Intervention du cycle biogéochimique dans la genèse des concentrations anormales, *Bull. Soc. nat. Aquitaine de production* (à paraître).

BRUCKERT (S.), DOMMERGUES (Y.), WEINHARD (P.) et BOYMOND (D.), 1970 — Effet-litière. III.— Influence de l'anaérobiose sur la production de composés antimicrobiens hydrosolubles, *Oecol. Plant.*, **5**, 137-146.

BRUCKERT (S.), TOUTAIN (F.), TCHICAYA (J.) et JACQUIN (F.), 1971 — Influence des pluviolessivats de Hêtre et de Pin sylvestre sur les processus d'humification, *Oecol. Plant.*, **6**, 329-339.

BRUGE (W.D.) et BROADBENT (F.E.), 1961 — Fixation of ammonia by organic soils, *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **25**, 199-204.

BRUN (J.J.), 1978 — Etude de quelques humus forestiers aérés acides de l'Est de la France : critères analytiques, classification morphogénétique, *Thèse de Doctorat de Spécialité*, Université de Nancy I, 118 p.

BUNNELL (F.L.) et TAIT (D.E.N.), 1974 — Cité par LOUSIER et PARKINSON, 1976.

CARLISLE (A.), BROWN (A.H.F.) et WHITE (E.J.), 1966a — The litter fall, leaf production and effects of defoliation by *Tortrix viridans* in a sessile oak *(Quercus petraea)* woodland, *J. Ecol.*, **54**, 65-85.

CARLISLE (A.), BROWN (A.H.F.) et WHITE (E.J.), 1966b — The organic matter and nutrient elements in the precipitation beneath a sessile oak *(Quercus petraea)* canopy, *J. Ecol.*, **54**, 87-98.

COLDWELL (B.B.) et DELONG (W.A.), 1950 — Studies of the composition of deciduous forest tree leaves before and after partial decomposition, *Sc. Agric.*, **30**, 456-466.

COULSON (C.B.), DAVIES (R.I.) et LEWIS (D.A.), 1960 — Polyphenols in plant, humus and soil. I.— Polyphenols of leaves, litter, and superficial humus from mull and mor sites, *J. Soil Sci.*, **11**, 20-29.

DAUBENMIRE (R.) et PRUSSO (D.C.), 1963 — Studies of the decomposition rates of tree litter, *Ecology*, **44**, 589-592.

DAVIES (R.I.), COULSON (C.B.) et LEWIS (D.A.), 1964a — Polyphenols in plant humus and soil. III.— Stabilization of gelatin by polyphenol tanning, *J. Soil Sci.*, **15**, 299-309.

DAVIES (R.I.), COULSON (C.B.) et LEWIS (D.A.), 1964b — Polyphenols in plant, humus and soil. IV.— Factors leading to increase in biosynthesis of polyphenol in leaves and their relationship to mull and mor formation, *J. Soil Sci.*, **15**, 310-318.

DECAU (J.), 1968 — Contribution à l'étude de l'influence des conditions du milieu sur la répartition de l'azote dans les sols. I.— Principales formes de l'azote obtenues par hydrolyse, *Ann. Agron.*, **19**, (6) 653-683.

DELECOUR (F.), 1968 — Distribution des oligoéléments Cu, Zn, Mo dans les sols forestiers de l'Ardenne Belge. I.— Formes totales, *Pédologie, Gand*, **23**, (1), 43-62.

DELECOUR (F.), WEISSEN (F.) et NANSON (A.), 1967 — Aspects techniques de l'échantillonnage des retombées et des horizons holorganiques des sols de forêts, *Bull. Inst. Agron., Gembloux N.S.*, **2**, 429-449.

DENAYER DE SMET (S.) et DUVIGNEAUD (P.), 1977 — Cycles biogéochimiques dans une hêtraie et une pessière à Mirwart, *In : Productivité biologique en Belgique*, P.B.I., 301-311.

DIEM (H.G.), 1973 — Recherches sur la phyllosphère de l'orge, *Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Nancy I*, 124 p.

DOMMERGUES (Y.), 1971 — Interactions sans caractère symbiotique entre la végétation et la microflore du sol : « l'effet litière ». *In :* P. Pesson, *La vie dans les sols*, Gauthier-Villars, Paris, 423-471.

DURAND (D.), 1966 — Contribution à l'étude de la biologie du sol sur le catabolisme des acides nucléiques et leurs dérivés. *Thèse de Doctorat d'Etat, Faculté des Sciences de Toulouse*, 233 p.

DUVIGNEAUD (P.), 1974 — *La synthèse écologique*, Doin, Paris, 296 p.

DUVIGNEAUD (P.), DENAYER DE SMET (S.) et MARBAISE (J.L.), 1969 — Recherches sur l'écosystème forestier, série B : la chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont, litière totale annuelle et restitution au sol des polyéléments biogènes, *Bull. Soc. Bot. Belg.*, **102**, 339-354.

DUVIGNEAUD (P.), KESTEMONT (P.), TIMPERMAN (J.) et MONIQUET (J.C.), 1977 — La hêtraie ardennaise à *Festuca altissima* à Mirwart. Biomasse et productivité primaire. *In :* P.B.I.-SCOPE, *Productivité biologique en Belgique*, 107-154.

EBERMAYER (E.), 1876 — Die gesamte Lehre der Waldstreu mit Rücksicht auf die chemische Statik des Waldbaues, 116 p., Berlin, Julius Springer.

EDWARDS (C.A.), 1974 — Macroarthropods. *In :* C.H. Dickinson et G.J.F. Pugh, Eds., *Biology of plant litter decomposition*, Acad. Press, 533-554.

EHWALD (E.), 1957 — Uber den Nährstoffkreislauf des Waldes. *Dtsch. Akad. Landwirtschaftswissenschaften*, Berlin, **6**, 1-56.

ERIKSSON (K.E.), 1978 — Enzyme mechanisms involved in cellulose hydrolysis by the rot fungus *Sporotrichum pulverulentum*. *Biotechnology and Bioengineering*, **20**, 317-332.

FALCK (R.), 1930 — Der Lignin- und Cellulose-Abbau der Laub-und Nadelstreu durch Fadenpilze aus der Klasse der Basidiomyceten une seine Bedeutung für die Bildung der Humusstoffe des Waldbodens, *Cellulosechemie,* **11**, 198-202.

FENTON (R.T.), 1958 — A laboratory study of nitrogen mobilisation during litter decomposition, *Plant and Soil,* **9**, 202-214.

FRANKE (W.), 1967 — Mechanisms of foliar penetration of solutions, *Ann. Rev. Pl. Physiology,* **18**, 281-300.

FRANKLAND (J.C.), 1969 — Fungal decomposition of bracken petioles, *J. Ecol.,* **57**, 25-36.

FROMENT (A.), 1977 — Production annuelle d'azote minéral dans le sol sous pessière (Piceetum) à Mirwart. *In :* SCOPE, Duvigneaud et Kestemont, Eds., *Productivité biologique en Belgique,* 335-339.

GALLARDO (J.F.), SCHWARTZ (C.) et JACQUIN (F.), 1975 — Evolution *in vitro* d'hydrosolubles de litières de *Calluna vulgaris* et de *Fagus sylvatica* au cours d'humification en milieu acide, *Bull. Ecol. nat. sup. agron. Ind. alim. Nancy,* **17**, 61-64.

GILBERT (O.) et BOCOCK (K.L.), 1960 — Changes in leaf litter when placed on the surface of soils with contrasting humus-types. II.— Changes in the nitrogen content of oak and ash leaf litter, *J. Soil Sci.,* **11**, 10-19.

GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1976 — Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans quelques peuplements résineux de Bretagne, *Ann. Sc. Forest.,* **33** (2), 87-107.

GREENFIELD, 1972 — The nature of the organic nitrogen of soils, *Plant and Soil,* **36**, (1), 191-198.

GRUNERT (F.), 1963 — *Albrecht Thaer Arch., 8,* 435-452, *Soil and Fert.,* **27**, (6), 3232.

GUITTET (J.), 1967 — Composition et évolution de la litière de Pins sylvestres en peuplements ouverts sur pelouse xérophile, *Oecol. Plant.,* **2**, (1), 43-62.

HANDLEY (W.R.C.), 1954 — Mull and mor formation in relation to forest soils, *For. Comm. Bull.,* **23**, 1-115.

HANDLEY (W.R.C.), 1961 — Further evidence for the importance of residual leaf protein complexes in litter decomposition and the supply of nitrogen for plant growth; *Plant and Soil,* **15**, 37-73.

HAYES (A.J.), 1965 — Studies on the decomposition of coniferous leaf litter. I.— Physical and chemical changes, *J. Soil Sci.,* **16**, 121-140.

HEINEN (W.), et DE VRIES (H.), 1966 — Stages during the breakdown of plant cutin by soil microorganisms, *Arch. Mikrobiol.,* **54**, 331-338.

HESSELMANN (H.), 1926 — Studier över barrskogens humustäcke, *Meddel. Stat. Skogsförsöksanst.,* **22**, 169-552.

HUSER (R.), 1965 — Die Bindung des Luftstickstoffs durch die Mikroorganismen im Waldboden, *Mitt. aus der Staatsforstverwaltung Bayerns,* **31**, 236-246.

IVARSON (K.C.) et SOWDEN (F.J.), 1959 — Decomposition of forest litters. I.— Production of ammonia and nitrate nitrogen, changes in microbial population, and rate of decomposition, *Plant and Soil,* **11**, 237-248.

JANEL (Ph.), 1978 — Etude saisonnière des formes de l'azote organique dans 3 types d'humus sous hêtraie, moder, mull acide, mull calcaire, *Thèse de Doctorat de Spécialité, Université de Nancy I,* 63 p.

JENNY (H.), GESSEL (S.P.) et BINGHAM (F.T.), 1949 — Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions, *Soil Sci.,* **68**, 419-432.

JENSEN (V.), 1974 — Decomposition of Angiosperm tree leaf litter. *In :* Dickinson C.H. et Pugh G.J.F., Eds., *Biology of Plant Litter Decomposition,* Acad. Press, 69-104.

JUNG (G.), 1968 — Contribution à l'étude des substances hydrosolubles de litières tropicales et tempérées, *D.E.A., Université de Nancy I.*

JUNG (G.), 1969 — Cycles biogéochimiques dans un écosystème de région tropicale sèche : *Acacia albida* (Del). Sol ferrugineux tropical peu lessivé, *Oecol. Plant.*, **4**, 195-210.

JUSTE (C.), 1965 — Contribution à la dynamique de l'aluminium dans les sols acides du Sud-Ouest atlantique, *Thèse de Docteur-Ingénieur, Université de Nancy I*, 135 p.

KENDRICK (W.B.), 1959 — The time factor in the decomposition of coniferous leaf litter, *Can. J. Bot.*, **37**, 907-912.

KILBERTUS (G.), 1970 — Etude écologique de la strate muscinale dans une pinède sur calcaire lusitanien en Lorraine, *Thèse, Université de Nancy I*, 152 p.

KILBERTUS (G.), et KIFFER (E.), 1977 — Use of electron microscopy, capabilities and limitations, *Zbl. Bakt.*, Abt. *II*, 132. 392-399.

KING (H.G.C.) et BLOOMFIELD (D.C.), 1968 — The effects of drying and ageing tree leaves on the ability of their aqueous extracts to dissolve ferric oxide, *J. Soil Sci.*, **19**, 67-76.

KUCERA (C.L.), 1959 — Weathering characteristics of deciduous leaf litter, *Ecology*, **40**, 485-487.

LEMEE (G.), 1974 — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. IV.— Entrées d'éléments minéraux par les précipitations et transfert au sol par pluviolessivage, *Oecol. Plant.*, 9 (3), 187-200.

LEMEE (G.), 1967 — Investigations sur la minéralisation de l'azote et son évolution annuelle dans les humus forestiers *in situ*. *Oecol. Plant.*, **2**, 285-324.

LE TACON (F.) et TOUTAIN (F.), 1973 — Variations saisonnières et stationnelles de la teneur en éléments minéraux des feuilles de Hêtre *(Fagus sylvatica)* dans l'est de la France, *Ann. Sc. Forest.*, **30**, 1-29.

LINDEBERG (G.), 1946 — On the decomposition of lignin and cellulose in litter caused by soil-inhabiting hymenomycetes, *Ark. f. Bot.*, **33**, A, 1-16.

LIVENS (J.) et VANSTALLEN (R.), 1957 — Extraits aqueux de litières en décomposition : leur réaction et teneur en bases, *Agricultura*, **5**, 99-119.

LOSSAINT (P.), 1959 — Etude expérimentale de la mobilisation du fer des sols sous l'influence des litières forestières, *Thèse, Faculté des Sciences de Strasbourg*, 105 p.

LOUSIER (J.D.) et PARKINSON (D.), 1976 — Litter decomposition in a cool temperate deciduous forest, *Can. J. Bot.*, **54**, 419-436.

LOWE (L.E.), 1973 — Amino acid distribution in forest humus layers in British Columbia, *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **37** (4), 569-572.

LUND (A.E.), 1965 — Subterranean termites and fungal-bacterial relationships, *Mater. u Organ. Beiheft*, **1**, 497-502.

LUNT (H.), 1935 — Effect of wheathering upon dry matter and composition of hardwood leaves, *J. Forestry*, **33**, 607-609.

LUTWICK (L.E.), COLDWELL (B.B.) et DELONG (W.A.), 1952 — Leachates from decomposing leaves. I.— Some general characteristics, *Sci. Agric.*, **32**, 603-613.

MANGENOT (F.), 1974 — Nouvelles données concernant le pouvoir ligninolytique des sols, *Annali di Microbiologia*, **24**, 47-55.

MANIL (G.), DELECOUR (F.), FORGET (G.) et EL ATTAR (A.), 1963. L'humus, facteur de station dans les hêtraies acidophiles de Belgique, *Bull. Inst. Agr. St. Rech. Gembloux*, **31**, 1-114.

MATTSON (S.) et KOUTLER-ANDERSON (E.), 1943 — The acid-base condition of vegetation, litter and humus. VI— Ammonia fixation and humus nitrogen, *Ann. agr. Coll. Sweden*, **11**, 107-134.

MAYER (R.) et ULRICH (B.), 1974 — Conclusion on the filtering action of forest from ecosystem analysis, *Oecol. Plant.*, 2 (2), 157-168.

MIKOLA (P.), 1954 — En finlandais : Experiments on the rate of decomposition of forest litter, *Comm. Inst. Forest. Fenn.*, n° 43/1.

MIKOLA (P.), 1956 — Studies on the decomposition of forest litter by Basidiomycetes, *Comm. Inst. Forest. Fenn.*, n° 48/2.

MILLAR (C.S.), 1974 — Decomposition of coniferous leaf-litter. *In* : C.H. Dickinson et G.J.F. Pugh, Eds., *Biology of Plant Litter Decomposition*, Acad. Press, 105-128.

MINDERMAN (G.), 1968 — Addition, decomposition and accumulation of organic matter in forests, *J. Ecol.*, **56**, 355-362.

MIN SRENG, 1977 — Etude écologique des champignons filamenteux des litières de Hêtre en milieu calcaire et acide dans l'Est de la France, *Thèse de Docteur-Ingénieur, Université de Nancy I*, 61 p.

MOLLER (C.M.), 1945 — Untersuchungen über Laubmenge, Stoffverlust and Stoffproduktion des Waldes. *Forstl. Forsöksv. Danm.*, **17**, 287 p.

NIHLGARD (B.), 1972 — Cité par JENSEN , 1974.

NOMMIK (H.), 1970 — Non exchangeable binding of ammonium and amino nitrogen by norway spruce raw humus, *Plant and Soil*, **33** 581-595.

NYE (P.H.), 1961 — Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest, *Plant and Soil*, **8**, 333-346.

NYKVIST (N.), 1963 — Leaching and decomposition of water soluble organic substances from different types of leaf and needle litter, *Stud. Forest. Suec.*, **3**, 1-31.

OLSON (J.S.), 1963 — Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems, *Ecology*, **44**, 322-331.

OVINGTON (J.D.), 1962 — Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept, *Adv. Ecol. Res.*, **1**, 103-192.

OWEN (T.H.), 1954 — Observations on the monthly litter fall and nutrient content of sitka spruce litter, *Forestry*, **27**, 7-15.

PALLMANN (H.), 1947 — Uber Waldböden, *Zeitsch. schweiz. Forst*, 21.

PINCK (L.A.), ALLISON (F.E.), 1944 — The synthesis of lignin-like complexes by fungi, *Soil Sci.*, **57**, 155-161.

PROTH (J.), 1978 — Evolution de la microflore d'une rendzine forestière récemment privée de ses apports naturels en litière de Charme. Etude microbiologique et ultra-structurale, *Thèse de Doctorat de 3ème cycle, Université de Nancy I*, 213 p.

PURI (G.S.), 1950 — The ecology of the humus layer in some english forests, *Indian Forest.*, 76, 1-17.

RAPP (M.), 1967 — Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux et d'azote dans un bois de Pins d'Alep *(Pinus halepensis* Mill.*)*, *Oecol. Plant.*, 2 (4), 325-338.

RAPP (M.), 1969 — Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans deux écosystèmes méditerranéens : la forêt à *Quercus ilex* et la garrigue de *Quercus coccifera*, *Oecol. Plant.*, **4**, (4), 377-410.

REISINGER (O.), TOUTAIN (F.), MANGENOT (F.) et ARNOULD (M.F.), 1978 — Etude ultra-structurale des processus de biodégradation. I.— Pourriture blanche des feuilles de Hêtre *(Fagus sylvatica* L.*)*. *Can J. Microbiol.*, **24**, 725-733.

RICE (E.L.), 1965 — Inhibition of nitrogen fixing and nitrifying bacteria by seed plants. II.— Characterization and identification of inhibitiors, *Physiol. Plant*, **18**, 255-268

ROMMELL, 1932 — Mull and duff as biotic equilibria, *Soil Sci.*, **34**, 161-188.

ROUSSEAU (L.Z.), 1959 — De l'influence du type d'humus sur le développement des plantules du sapin dans les Vosges, *Thèse de Docteur-Ingénieur, Faculté des Sciences, Nancy*, 118 p.

RUHL (A.), 1957 — Eine Auswertung von Streuanalysen aus norddeutschen Mittelgebirgen, *Forstwirtsch. Ztbl.*, **76**, 364-376.

RUINEN (J.), 1963 — The phyllosphere. II.— Yeasts from the phyllosphere of tropical foliage, *Ant. v. Leeuwenhoek*, **29**, 425-438.

RUNGE (M.), 1974 — Der Stickstoff — Mineralisation im Boden eines Sauerhumus Buchenwaldes. I.— Mineralstickstoff-Gehalt und netto-mineralisation, *Oecol. Plant.*, **9** (3), 201-208.

SAITO (T.), 1956 — Microbiological decomposition of beech litter, *Ecol. Rev.*, **14**, 141-147.

SAITO (T.), 1957 — Chemical changes in beech litter under microbiological decomposition, *Ecol. Rev.*, **14**, 209-216.

SAITO (T.), 1960 — Microbial decomposition of fir litter, *Sci, Rep. Tohoku Univ., Ser. IV, Biol.*, **26**, 133-138.

SAITO (T.), 1965 — Coactions between litter-decomposing Hymenomycetes and their associated microorganisms during decomposition of beech litter, *Sci. Rep. Tôhoku Univ., Ser. IV, Biol.*, **31**, 255-273.

SAITO (T.), 1966 — Sequential pattern of decomposition of beech litter with special reference to microbial succession, *Ecol. Rev.*, **16**, 245-254.

SCHVARTZ (C.), 1975 — Evolution des hydrosolubles de litières de Callune et de Hêtre au cours des processus d'humification, *Thèse de Docteur-Ingénieur, Université de Nancy I*, 81 p.

SELMI (M.), 1975 — Contribution à l'étude de l'humification des litières de Hêtre dans l'Est de la France, *Thèse de Doctorat de Spécialité, Université de Nancy I*, 65 p.

SINGH (J.S.) et GUPTA (S.R.), 1977 — Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems, *Bot. Rev.*, **43** (4), 449-528.

SOWDEN (F.J.) et IVARSON (K.C.), 1959 — Decomposition of forest litters. II.— Changes in the nitrogenous constituents, *Plant and Soil*, **11**, 249-261.

SOWDEN (F.J.) et IVARSON (K.C.), 1962 — Decomposition of forest litters. III.— Changes in the carbohydrate constituents, *Plant and Soil*, **16**, 389-400.

SPARROW (E.B.) et FOXTADER (K.G.), 1973 — Adenosine triphosphate (ATP) in grassland soil : its relationship to microbial biomass and activity. US/IBP, Grassland Biome, Tech. Rep. n° 224, Colorado State Univ., Fort Collins, 161 p.

STOECKLI (A.), 1951 — Die Abhängigkeit des Lignin- und Zellulose-Abbaues vom Substrat bei *Marasmius putillus* (Fr. ex Fr.) Fr. und *Marasmius fœtidus* (Sow. ex Fr.) Fr., *Allgem. Pathol. u. Bakt.*, 14, 569-572.

TAMM (C.O.), 1953 — Growth, yield and nutrition in carpets of a forest moss *(Hylocomium splendens)*, *Medd. Stat. Skogsforksningsinst.*, 43/1, 140 p.

TISSUT (M.), 1968 — Etude du cycle annuel des dérivés phénoliques de la feuille de Hêtre, *Fagus sylvatica* L., *Physiol. végét.*, 6, 351-365.

TOUTAIN (F.), 1974 — Etude écologique de l'humification dans les hêtraies acidiphiles, *Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Nancy I*, 122 p.

TOUTAIN (F.) et CHONE (Th.), 1979 — à paraître.

TOUTAIN (F.) et DUCHAUFOUR (Ph.), 1970 — Etude comparée des bilans biologiques de certains sols de hêtraie, *Ann. Sci. for.*, **27**, 39-61.

TUKEY (H.B. Jr.), 1966 — Leaching of metabolites from above-ground plant parts by leaching, *Atompraxis*, **6**, 213-218.

VALLEE (G.), 1966 — Nouvelles contributions à l'étude du rôle du manganèse dans la régénération de la sapinière vosgienne, *Thèse de Docteur-Ingénieur, Université de Nancy*, 1, 142 p.

VAN PRAAG (H.J.), 1971 — Contribution à l'étude de la disponibilité de l'azote et du soufre dans les sols forestiers oligotrophes de l'Ardenne, *Thèse de Doctorat, Faculté des Sciences Agronomiques de l'Etat de Gembloux*, 279 p.

VAN PRAAG (H.J.) et WEISSEN (F.), 1977 — Evaluation de la quantité d'azote minéralisé par an dans le sol de la « hêtraie nue » de Mirwart. *In :* SCOPE, Duvigneaud et Kestemont, Eds., ***Productivité biologique en Belgique,*** 327-333.

VEDY (J.C.) 1973 — Relation entre le cycle biogéochimique des cations et l'humification en milieu acide, ***Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Nancy I,*** 116 p.

VILLECOURT (P.) et ROOSE (E.), 1978 — Charge en azote et en éléments minéraux majeurs des eaux de pluie, de pluviolessivage et de drainage dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire), ***Rev. Ecol. Biol. Sol,*** **15,** (1), 1-20.

WAKSMAN (S.A.) et IYER (K.R.N.), 1932 — Contribution to our knowledge of the chemical nature and origin of humus, ***Soil Sci.,*** **34,** 43-69.

WAKSMAN (S.A.). TENNEY (F.G.), 1927 — The composition of natural organic materials and their decomposition in the soil. I.— Methods of quantitative analysis of plant materials, ***Soil Sci.,*** **24,** 275-284.

WAKSMAN (S.A.), TENNEY (F.G.) et STEVENS (K.R.), 1928 — The role of microorganisms in the transformation of organic matter in forest soils, *Ecology,* **9,** 126-144.

WILLIAMS (S.T.) et GRAY (T.R.G.), 1974 — Decomposition of litter on the soil surface. *In :* Dickinson C.H. et Pugh G.J.F., Eds., *Biology of Plant Litter Decomposition,* Acad. Press, 611-632.

WITKAMP (M), 1966 — Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora and microbial respiration, ***Ecologia,*** **47,** 194-201.

WITKAMP (.M), OLSON (J.S.), 1963 — Breakdown of confined and non confined oak litter, *Oïkos,* **14,** 138-147.

WITKAMP (M.) et VAN DER DRIFT (J.), 1961 — Breakdown of forest litter in relation to environmental factors, ***Plant and Soil,*** **15,** (4), 295-311.

WITTICH (W.), 1939 — Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung auf einem Boden mit Mullzustand, ***Forstarchiv,*** **15,** 96-111.

WITTICH (W.), 1961 — Der Stickstoff : seine Bedeutung für die Landwirtschaft, Verlag. G. Stalling Oldenburg, 335-369.

ZOTTL (H.), 1960 — Methodische Untersuchungen zur Bestimmung der Mineralstickstoffnachlieferung des Waldbodens., ***Forstw.,*** **79** (3-4), 72-90.